

Série A, n° 1009
N° d'ordre 1844

THÈSES

PRÉSENTÉES A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS
pour obtenir le grade de docteur ès Sciences Naturelles

PAR

Léon BERTIN

Ancien élève de l'École Normale Supérieure
Agrége des Sciences Naturelles
Préparateur à la Faculté des Sciences (P. C. N.)

PREMIÈRE THÈSE

Recherches bionomiques, biométriques et systématiques SUR LES ÉPINOCHES (Gastérostéidés)

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

Soutenues le

= 7 MAI 1925

devant la Commission d'examen

MM. PÉREZ..... Président
JOLEAUD..... }
GUILLIERMOND..... } Assesseurs



PARIS
ED. BLONDEL LA ROUGERY, ÉDITEUR
7, RUE SAINT-LAZARE

—
1925

Série A, n° 1009

N° d'ordre 1844

THÈSES

PRÉSENTÉES A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS
pour obtenir le grade de docteur ès Sciences Naturelles

PAR

Léon BERTIN

Ancien élève de l'École Normale Supérieure

Agrégé des Sciences Naturelles

Préparateur à la Faculté des Sciences (P. C. N.)

PREMIÈRE THÈSE

Recherches bionomiques, biométriques et systématiques SUR LES ÉPINOCHES (Gastérostéidés)

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

Soutenues le

7 MAI 1925

devant la Commission d'examen

MM. PÉREZ..... Président

JOLEAUD..... }
GUILLIERMOND..... } Assesseurs



PARIS

ED. BLONDEL LA ROUGERY, ÉDITEUR

7, RUE SAINT-LAZARE

1925

Faculté des Sciences de l'Université de Paris

MM.

Doyen..... M. MOLLIARD, *Professeur*. Physiologie végétale.

Doyen honoraire..... P. APPELL.

Professeurs honoraires..... P. PUISEUX.

C. VÉLAIN.

V. BOUSSINESQ.

A. HALLER.

A. JOANNIS.



Émile PICARD Analyse supérieure et algèbre supérieure.

G. KÖNIGS Mécanique physique et expérimentale.

E. GOURSAT Calcul différentiel et calcul intégral.

P. JANET Électrotechnique générale.

F. WALLERANT Minéralogie.

H. ANDOYER Astronomie.

P. PAINLEVÉ Mécanique analytique et mécanique céleste.

E. HAUG Géologie.

H. LE CHATELIER .. Chimie générale.

Gabriel BERTRAND .. Chimie biologique.

Mme P. CURIE Physique générale et radioactivité.

M. CAULLERY Zoologie (Évolution des êtres organisés).

C. CHABRIÉ Chimie appliquée.

G. URBAIN Chimie minérale.

Émile BOREL Calcul des probabilités et Physique mathém.

L. MARCHIS Aviation.

Jean PERRIN Chimie physique.

H. ABRAHAM Physique.

E. CARTAN Géométrie supérieure.

Professeurs L. LAPICQUE Physiologie.

L. GENTIL Géographie physique.

E. VESSIOT Théorie des groupes et calcul des variations.

A. COTTON Physique générale.

J. DRACH Application de l'analyse à la géométrie.

Charles FABRY Physique.

Charles PÉREZ Zoologie.

A. LEDUC Physique théorique et physique céleste.

Léon BERTRAND Géologie appliquée et géologie régionale.

R. LESPIEAU Théories chimiques.

E. RABAUD Biologie expérimentale.

P. PORTIER Physiologie comparée.

P.-A. DANGEARD ... Botanique.

C. MAURAIN Physique du globe.

P. MONTEL Mathématiques générales.

P. WINTREBERT Anatomie et histologie comparées.

O. DUBOSCQ Biologie maritime.

E. BLAISE Chimie organique.

M. TIFFENEAU Chimie (Enseignement P. C. N.).

N. Mécanique rationnelle.

E. HÉROUARD Zoologie.

Rémy PERRIER Zoologie (Enseignement P. C. N.).

G. SAGNAC Physique théorique et physique céleste.

E. PÉCHARD Chimie (Enseignement P. C. N.).

V. AUGER Chimie analytique.

Professeurs-adjoints M. GUICHARD Chimie minérale.

A. GUILLET Physique.

G. JULIA Mathématiques générales.

C. MAUGUIN Minéralogie.

L. BLARINGHEM Botanique.

A. MICHEL-LÉVY Pétrographie.

Secrétaire Daniel TOMBECK.

A LA MÉMOIRE DE MON PÈRE

A MM. CAULLERY
ET CHARLES PÉREZ

Professeurs à la Faculté des Sciences de Paris

A M. LOUIS ROULE

Professeur au Muséum d'Histoire naturelle



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554011_0012

RECHERCHES

bionomiques, biométriques et systématiques

sur les ÉPINOCHES

(GASTÉROSTÉIDÉS)

PAR

LÉON BERTIN

Ancien Élève de l'École Normale Supérieure, Agrégé des Sciences naturelles

Préparateur à la Sorbonne (P. C. N.)

INTRODUCTION

La famille des Gastérostéidés a été créée en 1838 par C. L. BONAPARTE. Elle appartient à l'ancien groupe des **Poissons Téléostéens Acanthoptérygiens Abdominaux** et au groupe actuel des **Gastérostéiformes**. Ses caractères principaux sont la possession d'épines libres et mobiles, ainsi que d'un exosquelette dermique plus ou moins développé.

Les Gastérostéidés se répartissent en cinq genres :

Gasterosteus (LINNÉ) GILL, 1861;

Spinachia FLEMING, 1828;

Apeltes GILL, 1861;

Pygosteus GILL, 1861;

Eucalia JORDAN, 1876.

De ces cinq genres : un seul, *Eucalia*, est exclusivement d'eau douce; deux autres, *Spinachia* et *Apeltes*, sont exclusivement marins; les deux derniers, *Gasterosteus* et *Pygosteus*, sont à la fois dulçaquicoles et d'eau saumâtre ou marine.

Je vais montrer tout d'abord que ces cinq genres sont absolument distincts les uns des autres, bien que faisant partie d'une famille assez homogène, qui est elle-même très distincte des autres familles de Poissons. Il importe, en effet, avant d'aborder une étude d'espèces et de variabilité des caractères spécifiques, de bien définir au préalable les unités d'ordres supérieurs.

Description et diagnose du genre *Gasterosteus*. — Longueur totale ne dépassant pas 10 cm. Corps fusiforme, allongé, légèrement comprimé (fig. 1). Pédoncule caudal assez grêle. Hauteur maxima contenue environ 4 fois dans la longueur du corps (1).

Tête relativement grande. Longueur de la tête, mesurée depuis le bout du museau jusqu'au bord libre de l'opercule, contenue de 3 à 4 fois dans la longueur du corps. *Museau* assez court. Sa longueur (= distance préorbitaire) faisant $1/3$ à $1/4$ de la longueur de la tête et à peu près égale au diamètre de l'œil. Une seule narine de chaque côté. *Bouche* oblique, légèrement protractile. *Dents* nombreuses, petites, pointues, garnissant les mâchoires. Pas de dents sur le palais ni sur la langue.

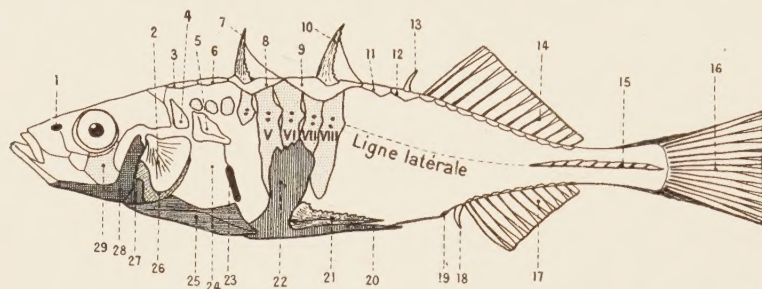


FIG. 1. — *Gasterosteus* demi-schématique. — Anus (19), Bouclier ventral (20), Branche montante du bassin (22), Carène caudale (15), Clavicule (5), Épine anale (18), Épines dorsales (7, 10, 13), Épine ventrale (21), Espace prépectoral (24), Interclavicule (25), Interopercule (27), Nageoires anale (17), caudale (16) et dorsale (14), Narine (1), Opercule (2), Os sous-orbitaire postérieur (29), Insertion de la pectorale (23), P. aques dorsales (3, 6, 8, 9, 11, 12), P. aques latérales (en grisé), Post-temporal (4), Préopercule (28), Sous-opercule (26).

Arcade sous-orbitaire comprenant 3 os : le postérieur recouvre une bonne partie de la joue et vient en contact avec le préopercule (fig. 2).

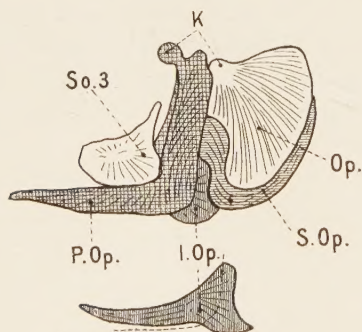


FIG. 2. — Os operculaires gauches de *Gasterosteus*. — I. Op, interopercule; K, condyles d'articulation au crâne; Op, opercule; P. op, préopercule; S. Op, sous-opercule; So. 3, troisième sous-orbitaire.

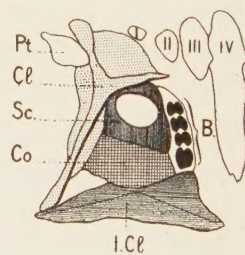


FIG. 3. — Demi-ceinture scapulaire de *Gasterosteus*. — B, pièces basilaires de la pectorale; Cl, clavicule; Co, coracoïde; I. Cl, interclavicule; Pt, posttemporal; Sc, scapulaire ou omoplate; I à IV, premières plaques latérales.

Os operculaires (fig. 2) au nombre de 4 de chaque côté de la tête :

1^o un opercule (Op.) en forme d'éventail;

(1) J'emploierai toujours l'expression *longueur du corps*, par opposition à *longueur totale*, pour désigner la distance du bout du museau à la naissance de la nageoire caudale.

- 2° un *sous-opercule* (S. Op.) en forme de faucille;
- 3° un *interopercule* (I. Op.) constituant un petit coin allongé vers l'avant;
- 4° un *préopercule* (P. Op.) composé de deux branches à angle droit; la branche horizontale cache la plus grande partie de l'interopercule.

3 paires de *rayons branchiostèges*.

Fentes branchiales nettement séparées sous la gorge.

Ceinture scapulaire formée de deux moitiés identiques. Chaque moitié (fig. 3) est rattachée au crâne par un *posttemporal* (Pt.) et se compose de 4 os :

1° une *clavicule* (Cl.) en forme d'Y. La branche inférieure est dirigée obliquement de haut en bas et d'arrière en avant. La branche antérieure de la fourche (*supraclavicule*) est en contact avec le posttemporal. La branche postérieure (*postclavicule*) forme une pointe étendue à peu près horizontalement jusqu'au-dessus de l'insection de la nageoire pectorale.

2° un *scapulum* ou *omoplate* (Sc.) percé d'un orifice circulaire et articulé à la clavicule;

3° un *coracoïde* (Co.) situé au-dessous de l'omoplate;

4° une *interclavicule* (I. Cl.) rattachée au coracoïde et à la pointe inférieure de la clavicule. Les interclavicules droite et gauche sont soudées l'une à l'autre sous la gorge (fig. 7). Elles divergent en arrière et se terminent au contact des os pelviens (O. pv.). Entre elles et ces derniers os est un *espace prépelvien* (E. pv.) triangulaire ou losangique.

Clavicule et interclavicule sont à fleur de peau et visibles sans dissection. Au contraire, l'omoplate et le coracoïde sont recouverts par une couche de muscles et par une peau argentée. Il en résulte un *espace prépectoral* (*aire argentée*) qui sépare la pectorale de l'opercule.

L'insertion des nageoires pectorales comprend quatre *os basilaires* (fig. 3, B.) en rapport avec l'omoplate et le coracoïde. Ils servent de base à 10 rayons mous et non ramifiés.

Bassin ou *ceinture pelvienne* formé de 2 *os pelviens* (fig. 7, O. pv.) constituant par leur réunion, sous le ventre, un *bouclier ventral* triangulaire ou lancéolé. Le bord antérieur du bouclier ventral est convexe (fig. 7), droit ou échancré (fig. 4). Chaque os pelvien comprend en outre une *branche montante* (Bm.) qui s'élève plus ou moins haut sur le côté du tronc.

Nageoires pelviennes réduites chacune à une *épine ventrale* (E. v.) et à un petit rayon mou. Elles sont insérées en arrière des pectorales, sur les os pelviens, dans l'angle postérieur formé par la branche montante et le bouclier ventral (fig. 4). Les épines ne peuvent se rabattre en avant à cause d'un butoir que comporte leur articulation; mais elles peuvent se dresser verticalement ou s'incliner en arrière. Leurs bords sont plus ou moins dentelés et leur surface est rugueuse.

Ligne médiane du dos occupée par une série de *plaques dorsales*, au nombre d'une vingtaine, qui servent d'attache aux épines dorsales et aux rayons de la nageoire.

Généralement 3 *épines dorsales* (rarement 2 ou 4). Elles sont insérées sur les plaques dorsales III, IV et VI. La deuxième épine est un peu plus grande que la première; la troisième est de beaucoup la plus courte et précède immédiatement la nageoire dorsale dont elle n'est que le premier rayon. Les deux plus grandes épines sont striées, rugueuses, plus ou moins dentelées sur les bords et marquées, à leur face postérieure, d'une rainure longitudinale. Elles ressemblent en cela aux épines ventrales. Une fine membrane triangulaire est tendue

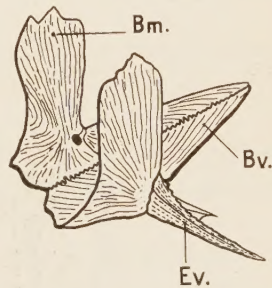


FIG. 4. — Ceinture pelvienne de *Gasterosteus*. — Bm, branche montante du bassin; Bv, bouclier ventral; Ev., épine ventrale gauche.

en arrière d'elles comme une voile. Les épines dorsales sont situées dans le plan de symétrie du corps. Leur base est articulée de telle sorte qu'elles peuvent se dresser verticalement, s'incliner en arrière, mais ne peuvent se rabattre en avant.

Nageoire dorsale naissant de suite après la troisième épine, soit presque au-dessus de la pointe du bouclier ventral. Sa longueur est à peu près égale à celle de la tête. Sa hauteur diminue progressivement vers l'arrière. Elle comporte d'ordinaire 11 à 13 rayons mous.

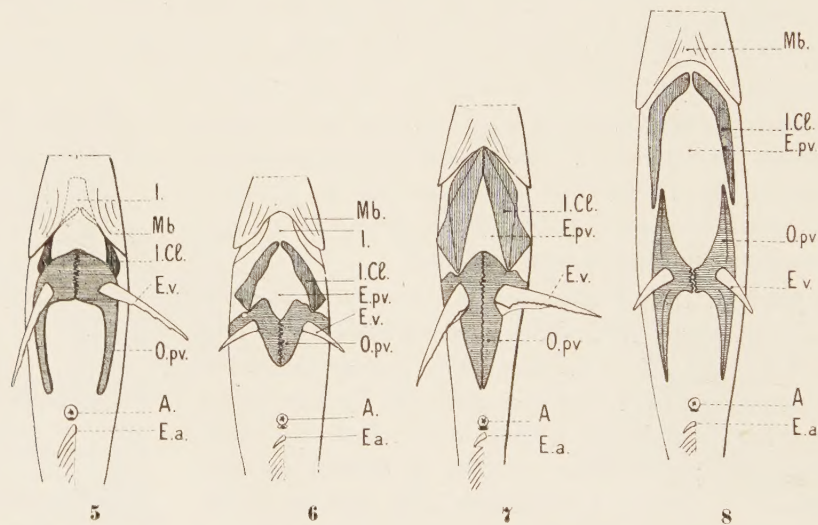
Ligne médiane du ventre, en arrière de l'anus, occupée par une série de *plaques anales*, au nombre d'une dizaine, qui servent d'attache aux rayons de la nageoire.

Nageoire anale précédée, comme la dorsale, d'une petite *épine anale* (fig. 7, E. a.) qui se dresse elle-même immédiatement en arrière de l'anus (A.) et de la papille urogénitale. Elle débute à peu près sous le quatrième rayon de la dorsale et se termine, en arrière, au même niveau que cette nageoire. Il en résulte que l'anale est plus courte que la dorsale et ne comporte, le plus souvent, que 8 à 10 rayons mous.

Nageoire caudale homocerque, non échancrée, formée de 12 rayons mous.

Pédoncule caudal assez court. Sa longueur, mesurée depuis la fin de la dorsale ou de l'anale jusqu'à la naissance de la caudale, est contenue 6 à 7 fois dans la longueur du corps.

Les flancs et les côtés de la queue peuvent être nus ou recouverts, en tout ou en partie, de *plaques latérales dermiques*. Celles-ci sont verticales, très légèrement imbriquées d'avant en arrière, et en nombre variable. Il peut y en avoir jusqu'à 35, ce qui correspond approximativement au nombre des myotomes du tronc et de la queue. La première plaque est au-dessus



Région ventrale des genres *Apeltes* (fig. 5), *Pygosteus* (fig. 6), *Gasterosteus* (fig. 7) et *Spinachia* (fig. 8) — A, anus; E. a, épine anale; E. pv, espace prépelvien; E. v, épine ventrale; I, isthme de la gorge; I. Cl, interclavicule; Mb, membrane branchiale; O. pv, os pelviens formant ou non un bouclier ventral.

de la clavicule (fig. 3). Les plaques V, VI et VII sont comprises entre les deux plus grandes épines dorsales et recouvertes en partie par la branche montante du bassin. La plaque VIII correspond à l'insertion des épines ventrales. La plaque XIII correspond au début de la nageoire dorsale. La plaque XVII correspond au début de la nageoire anale. Les plaques du pédoncule caudal sont petites mais très saillantes; elles constituent une *carène caudale*.

Les os du crâne, les os operculaires, les clavicules, les interclavicules, les os pelviens, les plaques latérales, dorsales et anales sont à fleur de peau et sculptés de différentes manières.

Diagnose du genre *Gasterosteus* — Corps modérément allongé : hauteur maxima contenue environ 4 fois dans la longueur sans la caudale. Museau assez court : distance préorbitaire contenue 3 à 4 fois dans la longueur de la tête. Pédoncule caudal assez court : sa longueur, mesurée depuis la fin des nageoires dorsale et anale jusqu'à la naissance de la caudale, contenue 6 à 7 fois dans la longueur du corps. Fentes branchiales nettement séparées sous la gorge. Os pelviens soudés sur la ligne médiane et formant un bouclier ventral. 3 épines dorsales (rarement 2 ou 4) situées dans le plan de symétrie du corps. Flancs et côtés de la queue recouverts ou non de plaques latérales.

P. 10, V. I/1, D. III/11-13, A. I/8-10, C. 12.

Vertèbres : 29-32. Rayons branchiostèges : 3 paires.

Étymologie : γαστήρ, ventre ; ὀπίον, os (allusion au boucier ventral).

Espèce type : *Gasterosteus aculeatus* LINNÉ.

Description et diagnose du genre Pygosteus. — Je me contenterai d'indiquer les différences avec le genre précédent :

1° Corps plus petit et plus effilé. Longueur totale ne dépassant guère 8 cm. Hauteur maxima contenue environ 5 fois dans la longueur du corps ;

2° Fentes branchiales communiquant sous la gorge. Les membranes branchiales de droite et de gauche, où se trouvent les rayons branchiostèges, sont en continuité sous l'isthme de la gorge, au lieu de lui être soudées de part et d'autre ;

3° Interclavicules grêles, à peine soudées l'une à l'autre en avant et très divergentes en arrière (fig. 6, I. Cl.) ;

4° Bouclier ventral et branches montantes du bassin moins développées que dans le genre *Gasterosteus* ;

5° Epines ventrales plus courtes et à bords presque lisses ;

6° Généralement 9 ou 10 épines dorsales (rarement 8 ou 11). Ces épines sont courtes, sensiblement égales et à bords lisses. Elles sont inclinées alternativement à droite et à gauche du plan de symétrie du corps ;

7° Nageoire anale presque symétrique de la dorsale. Elle commence à peu près sous le deuxième rayon de la dorsale et se termine, en arrière, au même niveau que cette nageoire ;

8° Flancs et côtés de la queue généralement nus. Cependant il peut y avoir à droite et à gauche une carène caudale formée de petites plaques. Plus rarement il en existe une rangée continue, allant de la ceinture scapulaire au bout de la queue, et comprenant jusqu'à 35 pièces.

Diagnose du genre *Pygosteus* — Corps modérément allongé : hauteur maxima contenue environ 5 fois dans la longueur sans la caudale. Museau assez court : distance préorbitaire faisant 1/3 ou 1/4 de la longueur de la tête. Pédoncule caudal assez court : sa longueur contenue de 5 à 7 fois dans la longueur du corps. Fentes branchiales communiquant sous la gorge. Os pelviens entièrement soudés sur la ligne médiane et formant un bouclier ventral triangulaire. Une dizaine d'épines dorsales courtes, toutes égales, inclinées alternativement à droite et à gauche du plan de symétrie du corps. Flancs et côtés de la queue généralement nus, parfois recouverts en tout ou en partie de plaques latérales.

P. 9-11, V. I/1, D. IX-X/10-11, A. I/9-10, C. 12.

Vertèbres : 29-32. Rayons branchiostèges : 3 paires.

Étymologie : Πυγή, fesse, ventre; ὀστέον, os (allusion au bouclier ventral).

Espèce type : *Pygosteus pungitius* (LINNÉ).

Description et diagnose du genre Eucalia. — Ce genre (fig. 9) est très voisin du genre *Pygosteus* dont il ne diffère que par les caractères suivants :

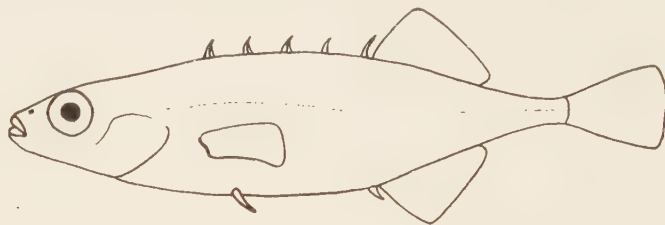


FIG. 9. — *Eucalia* demi-schématique.

1^o *Interclavicules* courtes et contenues en majeure partie dans l'isthme de la gorge. Il en résulte que les nageoires pectorales sont assez rapprochées des opercules et que l'espace prépelvien, ainsi que l'espace prépectoral, sont très réduits;

2^o *Épines ventrales* à bords lisses et encore plus courtes que dans le genre *Pygosteus* ;

3^o Généralement 5 ou 6 épines dorsales (rarement 4). Ces épines sont très courtes, sensiblement égales et à bords lisses. Elles sont situées dans le plan de symétrie du corps;

4^o *Nageoires dorsale et anale* symétriques et comprenant chacune de 9 à 11 rayons mous;

5^o *Flancs et côtés de la queue* toujours entièrement nus;

6^o Os du crâne, os operculaires, ceinture scapulaire, os pelviens cachés sous la peau.

Diagnose du genre Eucalia — Corps modérément allongé : hauteur maxima contenue de 4 à 5 fois dans la longueur sans la caudale. Museau assez court : distance préorbitaire faisant à peu près $1/4$ de la longueur de la tête. Pédoncule caudal assez court : sa longueur contenue de 5 à 7 fois dans la longueur du corps. Fentes branchiales communiquant sous la gorge. Os pelviens entièrement soudés sur la ligne médiane et formant un bouclier ventral triangulaire. 5 ou 6 épines dorsales très courtes, toutes égales et situées dans le plan de symétrie du corps. Flancs et côtés de la queue toujours entièrement nus.

P. 10, V. I/1, D. V-VI/9-11, A. I/9-11, C. 12.

Vertèbres (1) : 32. Rayons branchiostèges : 3 paires.

Étymologie : Εὔ, bien; κλίμα, nid (allusion à la construction du nid).

Espèce type : *Eucalia inconstans* (KIRTLAND).

Description et diagnose du genre Apeltes. — Le genre *Apeltes* (fig. 10) ressemble au genre *Gasterosteus* :

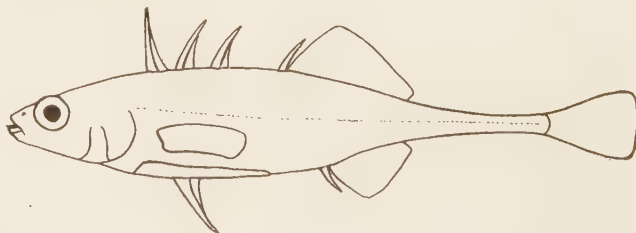


FIG. 10. — *Apeltes* demi-schématique.

(1) D'après quelques exemplaires.

(2) MITCHILL (1815) les considère comme des épines latérales (*lateral spines*).

1^o par ses *fentes branchiales* nettement séparées sous la gorge; les membranes branchiales de droite et de gauche, où se trouvent les rayons branchiostèges, sont soudées à l'isthme de la gorge;

2^o par sa *nageoire anale* qui commence environ sous le quatrième rayon de la dorsale.

Il ressemble au genre *Eucalia* :

1^o par ses *interclavicules* courtes et contenues en majeure partie dans l'isthme de la gorge. En conséquence, les nageoires pectorales sont rapprochées des opercules; les espaces prépelvien et prépectoral sont très réduits;

2^o par ses *flancs* et les *côtés de sa queue* toujours entièrement nus.

Le genre *Apeltes* diffère des trois genres *Gasterosteus*, *Pygosteus* et *Eucalia* :

1^o par ses *os pelviens* (fig. 5, O. pv.) soudés l'un à l'autre seulement dans leur partie antérieure et constituant ainsi un fer à cheval dont les deux branches, formant un rebord osseux de chaque côté du ventre, se terminent au niveau de l'anus (2). Il n'y a donc pas de bouclier ventral ni de branches montantes;

2^o par ses *épines ventrales* insérées très près et immédiatement en arrière des nageoires pectorales. Ces épines sont longues et à bords faiblement dentés (fig. 5, E. v.);

3^o par ses *épines dorsales* au nombre de 4 (rarement 5) et inclinées alternativement à droite et à gauche du plan de symétrie du corps. Ces épines sont longues, grêles, pointues, à bords lisses;

4^o par son *pédoncule caudal* long et étroit. Sa longueur, mesurée depuis la fin des nageoires dorsale et anale jusqu'à la naissance de la caudale, contenue 4 à 5 fois dans la longueur du corps.

Diagnose du genre *Apeltes* — *Corps modérément allongé : hauteur maxima contenue de 4 à 6 fois dans la longueur sans la caudale. Museau assez court : distance préorbitaire faisant à peu près 1/4 de la longueur de la tête. Pédoncule caudal long et étroit : sa longueur contenue de 4 à 5 fois dans la longueur du corps. Fentes branchiales nettement séparées sous la gorge. Os pelviens soudés seulement dans leur partie antérieure et formant en arrière une fourche qui se termine au niveau de l'anus : pas de bouclier ventral. 4 épines dorsales longues, inégales, inclinées alternativement à droite et à gauche du plan de symétrie du corps. Flancs et côtés de la queue toujours entièrement nus.*

P. 10-11, V. 1/2, D. IV/11-12, A. 8-10, C. 12.

Vertèbres (1) : 30. Rayons branchiostèges : 3 paires.

Étymologie : ἄ, sans; πέλτες, bouclier (allusion à l'absence de bouclier ventral).

Espèce type : *Apeltes quadracus* (MITCHILL).

Description et diagnose du genre *Spinachia*. — Le genre *Spinachia* (fig. 11) ressemble au genre *Pygosteus* :

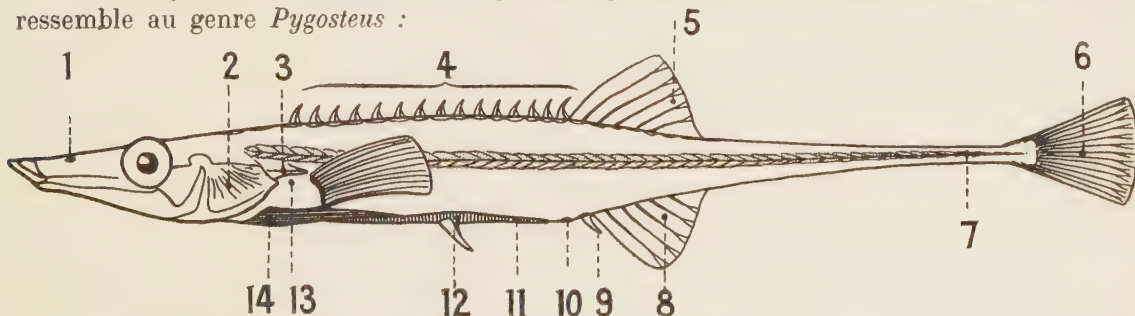


FIG. 11. — *Spinachia* demi-schématique. — 1, narine; 2, opercule; 3, clavicule; 4, épines dorsales; 5 et 6, nageoires dorsale et caudale; 7, carène caudale terminant la rangée de plaques latérales; 8, nageoire anale; 9, épine anale; 10, anus; 11, os pelviens; 12, épine ventrale; 13, espace prépectoral; 14, interclavicule.

1° par ses *fentes branchiales* communiquant sous la gorge. Les membranes branchiales de droite et de gauche, où se trouvent les rayons branchiostèges, sont en continuité sous l'isthme de la gorge au lieu de lui être soudées de part et d'autre;

2° par ses *interclavicules* qui sont grêles, mais longues et entièrement visibles (fig 8, I, Cl.).

Le genre *Spinachia* diffère des quatre autres genres de la famille par un grand nombre de caractères auxquels il doit son aspect très spécial. Ce sont :

1° *Corps* très allongé et à peine comprimé. Hauteur maxima contenue 10 à 12 fois dans la longueur du corps. Celui-ci prismatique; à section pentagonale en avant de l'anus et quadrangulaire en arrière de l'anus;

2° *Museau* très allongé. Distance préorbitaire contenue 2 à 3 fois dans la longueur de la tête et faisant plus de 2 fois le diamètre oculaire. L'allongement du museau est dû au déplacement vers l'avant de l'articulation des mâchoires (os carré) par suite de l'étirement des symplectiques et, corrélativement, des ethmoïdes, des préopercules et des interopercules. La bouche, petite et oblique, s'ouvre au bout du museau tubiforme;

3° *Os pelviens* étirés en baguettes longitudinales. Ces os ne sont soudés que dans leur partie médiane et constituent, en avant et en arrière, une double fourche (fig. 8, O. pv.). La fourche postérieure se termine un peu avant le niveau de l'anus. Ni bouclier ventral, ni branches montantes;

4° *Épines dorsales* au nombre de 15 (rarement 14 ou 16). Ces épines sont courtes, presque égales et à bords lisses. Elles sont inclinées alternativement à droite et à gauche du plan de symétrie du corps;

5° *Nageoires dorsale et anale* à peu près symétriques et très courtes, faisant environ 1/2 de la longueur de la tête et formées seulement de 6-7 rayons mous (rarement 5);

6° *Pédoncule caudal* très allongé et très grêle. Sa longueur, mesurée depuis la fin des nageoires dorsale et anale jusqu'à la naissance de la caudale, contenue 2 à 3 fois dans la longueur du corps;

7° *Flancs et côtés de la queue* toujours entièrement cuirassés de plaques latérales au nombre d'une quarantaine (au plus 45). Carène caudale. Il y a aussi sur la ligne médiane du dos et sur la ligne médiane du ventre, en arrière de l'anus, une série de plaques (plaques dorsales et anales) bien visibles, qui servent d'attache aux épines et aux rayons des nageoires.

Diagnose du genre *Spinachia* — *Corps* très allongé : hauteur maxima contenue 10 à 12 fois dans la longueur sans la caudale. *Museau* très allongé : distance préorbitaire faisant un peu moins de la moitié de la longueur de la tête. *Pédoncule caudal* très long et très étroit : sa longueur contenue de 2 à 3 fois dans la longueur du corps. *Fentes branchiales* communiquant sous la gorge. *Os pelviens* soudés seulement dans leur partie médiane et formant, en avant et en arrière, une double fourche. Pas de bouclier ventral. 15 épines courtes, presque égales, inclinées alternativement à droite et à gauche du plan de symétrie du corps. *Flancs et côtés de la queue* toujours entièrement cuirassés de plaques latérales au nombre d'une quarantaine.

P. 10, V. I/1-2, D. XV/6-7, A. I/6-7, C. 12:

Vertèbres : 40-42. Rayons branchiostèges : 3 paires.

Étymologie : *spina*, épine.

Espèce type : *Spinachia spinachia* (LINNÉ) = *Spinachia vulgaris* FLEMING.

Synopsis des cinq genres de la famille des Gastérostéidés. — Je répartirai ces cinq genres en deux sous-familles, GASTÉROSTÉINÉS et APELTINÉS, suivant qu'ils possèdent ou non un bouclier ventral. Ce caractère tiré du squelette me paraît avoir une grande valeur.

Famille des Gasterosteidæ

□ *Os pelviens* entièrement soudés sur la ligne médiane et formant un bouclier ventral triangulaire ou lancéolé (**Sous-famille des *Gasterosteidæ***) *Corps* modérément allongé : haut. maxima contenue 4 à 5 fois dans la lg. sans la caudale. *Museau* court, faisant 1/3 ou 1/4 de la lg. de la tête. *Pédoncule caudal* assez court : sa longueur contenue 5 à 7 fois dans la longueur du corps.

⊙ *Fentes branchiales* nettement séparées sous la gorge. Les membranes branchiales de droite et de gauche, où se trouvent les rayons branchiostèges, sont soudées à l'isthme de la gorge. 3 *épines dorsales* fortes, inégales, situées dans le plan de symétrie du corps. *Flancs* et *côtés de la queue* pouvant être cuirassés de plaques latérales.

Gasterosteus.

⊙ *Fentes branchiales* communiquant sous la gorge. Les membranes branchiales de droite et de gauche sont en continuité sous l'isthme de la gorge.

■ 9-10 *épines dorsales* courtes, presque égales, inclinées alternativement à droite et à gauche du plan de symétrie du corps. *Flancs* et *côtés de la queue* pouvant être cuirassés de plaques latérales,

Pygosteus.

■ 5-6 *épines dorsales* très courtes, presque égales, situées dans le plan de symétrie du corps. *Flancs* et *côtés de la queue* toujours entièrement nus.

Eucalia.

□ *Os pelviens* incomplètement soudés sur la ligne médiane et ne formant pas de bouclier ventral (**Sous-famille des *Apeltinæ***).

× *Os pelviens* formant une fourche en arrière du niveau des épines ventrales. *Fentes branchiales* nettement séparées sous la gorge. *Corps* modérément allongé : haut. maxima contenue 4 à 6 fois dans la lg. sans la caudale. *Museau* assez court, faisant environ 1/4 de la lg. de la tête. *Pédoncule caudal* long et étroit : sa lg. contenue 4 à 5 fois dans la lg. du corps. 4 *épines dorsales* longues, inégales, inclinées alternativement à droite et à gauche du plan de symétrie du corps. *Flancs* et *côtés de la queue* toujours entièrement nus.

Apeltes.

× *Os pelviens* formant une double fourche, en avant et en arrière du niveau des épines ventrales. *Fentes branchiales* communiquant sous la gorge. *Corps* très allongé : haut. maxima contenue 10 à 12 fois dans la lg. sans la caudale. *Museau* très allongé, faisant un peu moins de 1/2 de la lg. céphalique. *Pédoncule caudal* très long et étroit : sa lg. contenue 2 à 3 fois dans la lg. du corps. 15 *épines dorsales* courtes, presque égales, inclinées alternativement à droite et à gauche du plan de symétrie du corps. *Flancs* et *côtés de la queue* toujours entièrement cuirassés de plaques latérales.

Spinachia.

Caractères généraux des Gastérostéidés. — Les caractères communs aux cinq genres sont les suivants :

- 1° *Corps* allongé, fusiforme, de longueur totale n'excédant pas 20 cm. (genre *Spinachia*);
- 2° *Bouche* terminale, petite, oblique, légèrement protractile;
- 3° *Dents* nombreuses, petites, pointues, garnissant les mâchoires. Pas de dents sur la langue ni sur le palais;
- 4° Une seule *narine* de chaque côté;
- 5° *Os sous-orbitaire* postérieur, de chaque côté, articulé au préopercule et recouvrant une partie de la joue;

6° *Os operculaires* bien développés et au nombre de 4 de chaque côté : opercule, sous-opercule, interopercule, préopercule (fig. 2);

7° 3 paires de *rayons branchiostèges* ;

8° *Ceinture scapulaire* (fig. 3) formée de quatre os de chaque côté : clavicule, omoplate, coracoïde, interclavicule. Les interclavicules sont articulées l'une à l'autre sous la gorge et divergent en arrière jusqu'au contact des os pelviens ;

9° *Nageoires pectorales* à 10 rayons mous (rarement 9 ou 11) et séparées des opercules par un espace prépectoral plus ou moins grand ;

10° *Ceinture pelvienne* comprenant deux os articulés en tout ou en partie sur la ligne médiane du ventre ;

11° *Nageoires pelviennes* réduites à 1 épine ventrale mobile et à 1-2 petits rayons mous ;

12° *Nageoire dorsale* précédée de 3-15 épines dorsales mobiles ;

13° *Nageoire anale* précédée d'une épine anale mobile ;

14° *Caudale* à 12 rayons mous ;

15° *Vessie natatoire* simple et close ;

16° *Pas d'écailles* mais souvent des *plaques cutanées*.

Deux groupes de caractères sont plus particulièrement frappants :

1° La présence d'épines libres et mobiles résultant de la modification de rayons des nageoires : épines ventrales, dorsales et anale. Ces épines ont suggéré plusieurs noms vulgaires et scientifiques. Suivant les pays, les Gastérostéidés sont appelés Épinoches, Picots, Étrar gle-chat, Savetiers (1), Stichliir g, Stickleback, Stelkbaars, Spinarella. Plusieurs noms spécifiques font intervenir des qualificatifs analogues : *aculeatus*, *pungitius*, *biaculeatus*, *tetracanthus*, *quadrispinosa*, etc. ;

2° Le fait qu'une grande partie du squelette est à fleur de peau. Les os du crâne, la ceinture scapulaire et la ceinture pelvienne peuvent en général être étudiés sans dissection. Il suffit, pour les mieux voir, de les teindre avec de l'alizarine ou de la garance. Alors ils se détachent en rouge sur la chair restée rose. La colonne vertébrale et les côtes sont à peu près les seuls éléments du squelette des Gastérostéidés qu'on ne puisse apercevoir du dehors.

En plus de l'endosquelette devenu superficiel, les Gastérostéidés possèdent un exosquelette dermique formé de plaques osseuses cutanées qui recouvrent tout ou partie du corps. Les interclavicules sont de telles plaques. De même la plus grande partie des os pelviens.

Place des Gastérostéidés dans la classification ichthyologique. — Les Épinoches ont été rapprochées successivement des **Scombriformes** (Scombridés, Carargidés, Zéidés), des **Scorpaeniformes** (Scorpaenidés, Cottidés, Triglidés, Agonidés), des **Mugiliformes** (Mugilidés, Athérinidés), des **Hémibranches** (Aulostomatidés, Fistulariidés, Centriscidés) et des **Lophobranches** (Solénostomidés, Syngnathidés). Quelques auteurs ont fait remarquer leurs ressemblances avec les **Ganoïdes**.

I. Affinités des Gastérostéidés avec les Scombriformes. — Le genre *Gasterosteus* de LINNÉ (1758) comprenait, en plus des véritables Épinoches, plusieurs autres poissons à épines dorsales, à savoir les *Naucrates* et les *Lichia*, qui constituent aujourd'hui la famille des Carargidés. De même DUMÉRIL (1806), dans sa *Zoologie analytique*, place les Épinoches (2)

(1) Épines ressemb'ant à l'alène des cordonniers ou savetiers.

(2) Ses Atractosomes.

auprès des Carangidés. CUVIER (1817) les fait entrer dans sa famille des Scombroïdes. SWAISON (1839) les réunit aux Zéidés.

Caractères invoqués : 1^o Les Épinoches ont une forme générale en fuseau et un système de coloration rappelant ceux des Scombres;

2^o leur peau nue fait songer à la réduction des écailles chez les Maquereaux et les Thons;

3^o comme ces derniers, la plupart des Épinoches (*Gasterosteus*, *Pygosteus*, *Spinachia*) ont une carène de chaque côté du pédoncule caudal;

4^o leurs épines dorsales libres et mobiles ressemblent à celles des *Naucrates* et des *Lichia*;

5^o leurs plaques dermiques paraissent analogues aux écussons qui garnissent la ligne latérale des *Caranx*.

Critique des caractères invoqués : Les affinités des Épinoches avec les Scombriformes sont toutes superficielles. Coloration, forme générale du corps, possession d'épines libres et de carènes caudales sont des caractères de convergence. D'ailleurs les Gastérostéidés sont dépourvus du caractère fondamental des Scombriformes : ils n'ont pas un squelette caudal parfaitement symétrique. Leur homocercie est surtout extérieure, comme l'a montré HUXLEY (1859), et comme il résulte de l'examen de la figure 12.

II. Affinités des Gastérostéidés avec les Scorpéniformes. — L'opinion de CUVIER a chargé entre la première et la seconde édition du *Règne animal*, c'est-à-dire entre 1817 et 1829. Cette dernière date correspond d'ailleurs à l'apparition du quatrième volume de l'*Histoire naturelle des Poissons* de CUVIER et VALENCIENNES, où sont mentionnées les Épinoches. CUVIER, désormais, éloigne celles-ci des Scombres. L'étude de leur squelette céphalique le conduit à réunir les Épinoches aux Trigles et aux Chabots, dans une grande famille de poissons aux « Joux cuirassés ».

Caractères invoqués : 1^o Les os sous-orbitaires postérieurs sont étendus en arrière, sur les joues, et s'articulent aux préopercules;

2^o les écailles des Triglidés ont une tendance à disparaître, sauf celles de la ligne latérale qui acquièrent chez certaines espèces (Ex. : *Trigla gurnardus*) une extension assez grande.

3^o plusieurs Scorpéniformes (Ex. : *Peristethion cataphractum*, *Aspidophorus cataphractus*) ont une armature de plaques cutanées.

Critique des caractères invoqués : L'atrophie des écailles et l'apparition d'une armature cutanée sont des caractères de convergence. Ils existent, épars, chez beaucoup d'autres Téléostéens et ne peuvent servir à indiquer une parenté réelle. Reste l'extension des sous-orbitaires postérieurs. Mais ce n'est pas un caractère précis. Les os en question sont seulement plus ou moins étendus. Chez certaines Épinoches, ils touchent à peine les préopercules. De même chez les *Sebastes*, qui appartiennent à la famille des Scorpénidés. Par contre, chez les Triglidés, leur extension est si considérable que les sous-orbitaires cuirassent entièrement les côtés de la tête. On ne peut tenir compte d'un caractère aussi variable pour établir la parenté de deux groupes zoologiques. « Ce caractère isolé, dit SAUVAGE (1874) n'a pas une valeur primordiale dans une classification vraiment naturelle. »

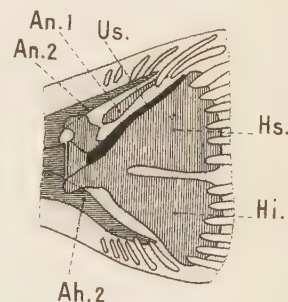


FIG. 12. — Squelette de la nageoire caudale de *Gasterosteus*. — An. 1, An. 2, Arcs neuraux de la dernière et de l'avant-dernière vertèbres; Ah. 2, arc hémal de l'avant-dernière vertèbre; Hi., Hs., os hypuraux inférieur et supérieur; Us., urostyle. Ce dernier os, où se trouvait l'extrémité de la cord^e dorsale, fait un angle de 45° avec l'axe du rachis et rend la queue réellement hétérocercue, malgré son homocercie apparente.

III. *Affinités des Gastérostéidés avec les Mugiliformes.* — L'ancienne classification ichthyologique, telle qu'elle constitue le cadre de l'*Histoire naturelle des Poissons de la France* de MOREAU (1881), repose sur la considération de deux sortes de caractères : 1^o la nature épineuse ou molle des rayons antérieurs des nageoires; 2^o la position abdominale ou thoracique des nageoires pelviennes. Quatre grands groupes de Téléostéens sont ainsi définis :

Acanthoptérygiens	{	Subbranchiens.
		Abdominaux.
Malacoptérygiens	{	Subbranchiens.
		Abdominaux.

Le groupe des **Acanthoptérygiens Abdominaux** comprend les Gastérostéidés, les Mugilidés, les Athérinidés et quelques autres petites familles. De la sorte les Gastérostéidés sont rapprochés des Mugiliformes.

Il n'y aurait pas lieu de s'étendre sur une telle conception, qui découle d'une classification artificielle, si elle n'avait suggéré à DOLLO (1909) une curieuse hypothèse.

La plupart des ichthyologistes pensent que l'évolution des Poissons osseux s'est effectuée au moins suivant trois voies parallèles : 1^o substitution des rayons épineux aux rayons mous à la partie antérieure des nageoires; 2^o déplacement des nageoires pelviennes d'arrière en avant; 3^o fermeture puis réduction et atrophie de la vessie natatoire qui communiquait primitivement avec l'oesophage.

Les preuves de cette évolution parallèle dans trois voies sont assez solides.

1^o Les **Malacoptérygiens** sont en majorité **Abdominaux** et **Physostomes**, tandis que les **Acanthoptérygiens** sont pour la plupart **Subbranchiens** et **Physoclystes** ou **Aphyses** (1);

2^o Les **Malacoptérygiens Abdominaux Physostomes** sont les premiers Téléostéens qui aient apparu sur le globe (*Leptolepis*, *Clupea* des terrains jurassiques). Les **Acanthoptérygiens** ne sont venus que plus tard. A ce point de vue, je fais remarquer que les premiers d'entre eux (Bérycidés, Sparidés) étaient déjà des **Acanthoptérygiens Thoraciques**.

Quelle signification a donc le petit groupe des **Acanthoptérygiens Abdominaux** formé des Gastérostéidés, des Mugilidés et des Athérinidés? Il semble, d'après la position de ses nageoires pelviennes, que ce soit un groupe résiduel. Mais, d'autre part, les Gastérostéidés sont des poissons très évolués. On peut admettre avec assez de raison qu'ils ont perdu leurs écailles et acquis secondairement une armature cutanée. En outre, leurs épines libres et articulées d'une façon très complexe ont succédé vraisemblablement aux rayons antérieurs de nageoires normales. Les mœurs nidificatrices des Épinoches sont aussi des indices de supériorité. DOLLO (1909) a fait une démonstration analogue pour les Athérines et établi indubitablement que ce ne sont pas des **Acanthoptérygiens** primitifs.

Y a-t-il donc contradiction entre les renseignements fournis par la position des nageoires pelviennes et ceux que donnent les autres caractères? On peut admettre que les nageoires

(1) Le dénombrement des espèces de chaque groupe, dans le livre de MOREAU (1881), conduit aux chiffres suivants :

Acanthoptérygiens	{	Subbranchiens	209 sp. (Physoclystes ou Aphyses)
		Abdominaux	21 sp. (Physoclystes)
Malacoptérygiens	{	Subbranchiens	63 sp. (Physoclystes ou Aphyses)
		Abdominaux	74 sp. (Physostomes ou Physoclystes)

Pour les **Acanthoptérygiens**, la proportion des **Abdominaux** est seulement de 9 %, au lieu de 54 % en ce qui concerne les **Malacoptérygiens**.

sont restées abdominales tandis que tout le reste de l'organisation continuait à évoluer. DOLLO (1909) préfère une autre hypothèse. Il pense que les **Acanthoptérygiens Abdominaux** sont d'anciens **Subbranchiens** redevenus **Abdominaux**. Ce seraient des « Abdominaux secondaires ». La preuve en est, dit-il, que la ceinture pelvienne des Athérines continue à être reliée par un ligament fibreux à la ceinture scapulaire. Chez les Mugilidés, la ceinture pelvienne est suspendue aux postclavicules. Il semble, à première vue, qu'il en soit à peu près de même pour les Gastérostéidés. Leurs os pelviens sont en contact avec leurs interclavicules. Cependant j'aurai l'occasion de dire bientôt que les interclavicules et la majeure partie du bassin des Épinoches ne font pas partie du vrai squelette (endosquelette) des ceintures. Ce sont des plaques dermiques surajoutées et dont la signification est par suite très minime au sujet des rapports de position entre les membres thoraciques et pelviens. En somme, l'étude des Épinoches ne semble permettre ni de confirmer ni d'infirmer l'hypothèse de DOLLO.

IV. *Affinités des Gastérostéidés avec les Hémibranches et les Lophobranches.* —

Les affinités entre ces trois catégories de Poissons osseux ont beaucoup plus de certitude que toutes celles que j'ai envisagées jusqu'ici. Elles découlent des recherches ostéologiques et embryologiques accomplies au début de ce siècle par WOODWARD (1901), SWINNERTON (1902) et STARKS (1903). Elles se traduisent, d'autre part, dans les ouvrages classiques de GOODRICH (1909) et de BOULENGER (1910), par l'adoption d'un sous-ordre ou d'une tribu des **Gastérostéiformes** — autrement dits **Catosteomi** et **Thoracostei** — renfermant les Gastérostéidés, les Aulorhynchidés, les Protosyrnathidés, les Aulostomatidés, les Fistulariidés, les Centriscidés, les Solénostomidés et les Syngnathidés.

Caractères invoqués : 1^o Les Hémibranches et les Lophobranches ont un museau très allongé, tubiforme, à l'extrémité duquel s'ouvre une bouche de petite taille. Ce dernier caractère montre que l'allongement du museau n'est pas dû aux mâchoires comme dans les genres *Esox*, *Scombresox* et *Belone*. Ce sont les mâchoires et leur articulation (os carré) qui ont été reportées en avant par l'étirement des os symplectiques. On sait que, chez les Téléostéens, ce sont ces os, partie des arcs hyomandibulaires, qui rattachent les mâchoires aux capsules otiques (1). A mesure qu'ils s'étirent et repoussent les mâchoires, d'autres os du crâne s'allongent corrélativement, en particulier les préopercules, les interopercules et l'ethmoïde.

Chez les Gastérostéidés, il faut distinguer deux groupes de genres. D'abord les *Spinachia* qui ont un museau très allongé. Ensuite les *Gasterosteus*, les *Pygosteus*, les *Eucalia* et les *Apeltes* qui ont un museau court. Le museau des *Spinachia* a la même structure que celui des Hémibranches et des Lophobranches. Son allongement est dû aux symplectiques et nullement aux mâchoires. Pour ce qui est des autres genres, par exemple de *Gasterosteus*, SWINNERTON (1902) a observé, au cours de l'ontogénèse, un étirement des symplectiques qui ne laisse aucun doute sur l'apparition d'un processus évolutif dont les Lophobranches, les Hémibranches et les *Spinachia* ne font qu'offrir un stade plus accentué. J'ai reproduit ici (fig. 13) une des figures de SWINNERTON;

2^o Les Hémibranches et les Lophobranches, ainsi que les Gastérostéidés, se distinguent,

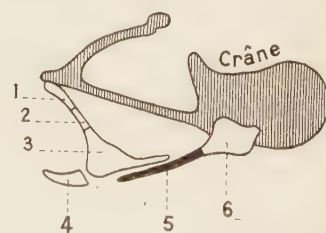


FIG. 13. — Schéma des arcs qui entrent dans la constitution des mâchoires de *Gasterosteus*. — 1, palatin; 2, ptérygoïde; 3, Os carré; 1 + 2 + 3, arc palatin; 4, arc mandibulaire (cartilage de Meckel); 5, symplectique très allongé; 6, hyomandibulaire; 5 + 6, arc hyomandibulaire. — D'après SWINNERTON (1902).

(1) Disposition hyostylique d'HUXLEY.

parmi les Téléostéens, à la disposition *acartete* de leur mâchoire supérieure. SWINNERTON désigne par ce mot le fait que l'ethmoïde n'est soudé à l'arc palatin qu'en avant. Il y a une soudure entre l'ethmoïde et le palatin, mais il n'y en a pas entre l'ethmoïde et le ptérygoïde. Cela distingue la disposition *acartete* de la disposition *disartete*, ou à double articulation, offerte par les Salmonidés et beaucoup d'autres Poissons osseux;

3° Comme leurs noms l'indiquent, les Hémibranches et les Lophobranches ont un appareil branchial d'une nature particulière. Les arcs branchiaux, les branchies et les os operculaires sont plus ou moins réduits. Chez les Lophobranches, les branchies sont en forme de houppe et les os operculaires se réduisent à l'opercule. Or les Gastérostéidés présentent le début du processus atrophique des organes branchiaux. SWINNERTON a constaté, dans le genre *Gasterosteus*, que le sommet des arcs branchiaux (épibranchiaux, pharyngiens supérieurs) reste rudimentaire et cartilagineux; plusieurs pièces disparaissent même au cours de l'ontogénèse;

4° La ceinture scapulaire des Gastérostéidés, des Hémibranches et des Lophobranches présente deux caractères dignes d'attention. Elle est rattachée au crâne par deux os post-temporaux (fig. 3, Pt.) très simples, très petits et immobiles. Ensuite elle comprend, en plus de l'erdosquelette, au moins deux plaques d'origine dermique qui sont les interclavicules (fig. 3, I. Cl.). D'ailleurs, la plupart des Poissons dont il s'agit ici ont un exosquelette plus ou moins développé et présentent une atrophie concomitante de leur écaillure.

Ainsi les Épinoches ont avec les Hémibranches et les Lophobranches des affinités remarquables. Si on admet l'hypothèse d'une parenté effective entre ces trois groupes de Poissons osseux, on est conduit à placer les Gastérostéidés à la base (types généralisés) et les Lophobranches au sommet (types les plus spécialisés) des Gastérostéiformes. En d'autres termes, les Gastérostéidés montrent l'origine de dispositions du squelette qui se développent davantage chez les Hémibranches et encore plus chez les Lophobranches.

V. Affinités des Gastérostéidés avec les Ganoïdes. — Parlant du genre *Gasterosteus*, PARKER (1868) s'exprime de la façon suivante : « I shall make no apology for taking this genus from amongst its false relatives (*Cottus*, *Agonus*), and placing it side by side with the Siluroïds, in close proximity to the old Ganoïd types. » Le principal caractère invoqué par l'auteur est l'analogie entre les plaques cutanées (plaques latérales, plaques dorsales et anales, interclavicules, branches montantes du bassin, etc.) des Épinoches et les écailles ganoïdes des Esturgeons.

Il me paraît certain, toutefois, que cette analogie n'est qu'une vague ressemblance superficielle. Les plaques cutanées des Épinoches (1) ne possèdent aucune des substances caractéristiques des écailles ganoïdes. Elles n'ont ni ganoïne (sorte d'émail), ni cosmine, ni isopédine. Leur structure n'est même pas celle de l'os véritable. Il n'y a pas de cellules vivantes à leur intérieur.

Le seul travail que je connaisse sur les plaques latérales des Gastérostéidés est tout récent et dû à ROTH (1920). Il renseigne parfaitement sur l'origine de ces plaques et leur structure histologique. Chez des *Gasterosteus* de 16 mm. de longueur, on peut voir des cellules sécrétrices ou *scéroblastes* produire autour de chaque bourgeon sensoriel de la ligne latérale un petit anneau de calcaire. Puis cet anneau s'accroît et devient une plaque plus ou moins étendue à l'intérieur du derme. Sur une coupe, la substance de la plaque apparaît de nature

(1) Et aussi des Hémibranches et des Lophobranches.

fibreuse et rattachée au derme par des fibres conjonctives (fig. 14). Les scléroblastes restent périphériques. Ce mode de formation ressemble plutôt à la production d'une écaille cycloïde ou cténoïde qu'à celle d'une écaille ganoïde.

Des affinités que présentent les Épinoches avec d'autres familles de poissons, les seules à retenir, en définitive, sont leurs rapports avec les Hémibranches et les Lophobranches. La tribu des Gastérostéiformes que constituent ces trois groupes d'êtres n'est pas aussi voisine des Ganoïdes que l'a cru PARKER. Elle est au contraire extrêmement évoluée et occupe une place à part dans l'ensemble des Téléostéens. La position abdominale des nageoires pelviennes ne suffit pas à la faire considérer comme un groupe résiduel. C'est un caractère qui n'a pas évolué ou qui est hyper-évolué comme le pense DOLLO. Quant à l'origine des Gastérostéiformes, on peut dire seulement qu'ils ne dérivent d'aucune autre tribu de Poissons osseux actuellement existants. Ils n'ont pu apparaître avant le Crétacé, c'est-à-dire avant les autres Acanthoptérygiens. Je montrerai d'autre part, à propos de la distribution géographique, que les Épinoches existaient sûrement au début du Néogène. On ne connaît pas d'Épinoches fossiles, mais les premiers Hémibranches et Lophobranches se rencontrent dans les terrains Nummulitiques. C'est donc, vraisemblablement, à cette époque ou à la fin du Crétacé qu'a dû se constituer la tribu des Gastérostéiformes.

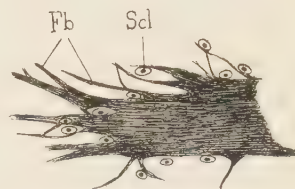


FIG. 14. — Coupe d'une plaque latérale de *Gasterosteus*. — Fb., fibres conjonctives rattachant la plaque au derme Scl., scléroblastes qui ont secrété la plaque. — D'après ROTH (1920).

But et plan de mon travail. — Les cinq genres de Gastérostéidés qui ont été définis au début de cette introduction forment autant d'individualités nettement distinctes les unes des autres. On ne connaît pas, dans la nature actuelle, d'intermédiaires entre les genres *Gasterosteus*, *Pygosteus*, *Eucalia*, *Apeltes* et *Spinachia*. Des caractères aussi nets que l'absence ou la présence d'un bouclier ventral, que la communication ou la non communication des fentes branchiales à la face inférieure de la gorge, n'offrent évidemment aucune ambiguïté. Donc les genres d'Épinoches sont bien définis. Ils me serviront, comme on le verra, à fixer les grandes divisions de mon travail.

Or, à l'opposé de ce qui précède, les espèces de chaque genre sont au contraire excessivement variables et passent les unes aux autres avec la plus grande facilité. J'allais dire déplorable facilité en songeant aux efforts qu'ont dû faire les systématiciens, depuis LINNÉ, pour se reconnaître dans le dédale de ces espèces en nombre sans cesse accru. Rien que pour les eaux douces de France, BLANCHARD (1866) a cru distinguer 8 espèces de *Gasterosteus* et 5 espèces de *Pygosteus*.

Ouvrons les très intéressants livres de CUÉNOT (1911) sur la *Genèse des espèces animales* et de RABAUD (1922) sur *Adaptation et Evolution*; nous trouvons dans chacun un paragraphe consacré aux Épinoches. Ce paragraphe est lui-même inspiré d'un travail plus ancien de FLORENTIN (1899). Il y est dit que les Épinoches présentent des modifications en rapport avec le milieu. Dans l'eau salée, leur taille s'accroît et le nombre de leurs plaques latérales augmente.

L'état des choses est en somme le suivant : 1^o les genres de la famille des Gastérostéidés sont parfaitement distincts les uns des autres ; 2^o les espèces de chaque genre sont au contraire excessivement variables et reliées par de nombreux intermédiaires ; 3^o quelques faits permettent de supposer que leur variabilité est sous l'influence du milieu extérieur.

Tel a été le point de départ de mes recherches. En présence de la multitude des espèces d'Épinoches, et peu enclin par nature aux minuties d'une systématique poussée à outrance, je me suis demandé s'il ne serait pas possible d'expliquer le polymorphisme de ces êtres par leur distribution géographique, leur bionomie et l'action du milieu.

Il me fallait pour cela aborder l'étude biométrique de centaines et de milliers d'individus provenant d'un grand nombre de Stations bien choisies. Ce travail pénible m'a conduit à montrer que deux facteurs, la température et la salinité, suffisent à expliquer bien des choses. La température est d'ailleurs plus importante que la teneur en sel.

Chaque genre d'Épinoches est formé de *racés locales* dont les caractères moyens et les fluctuations de caractères sont liés à l'habitat. Je ne dis pas que les réactions du milieu et de l'organisme éclairent toute la structure des Épinoches. Cependant elles vont me permettre de jeter un jour nouveau sur plusieurs questions en litige depuis CUVIER. Ce grand zoologiste avait distingué des espèces de *Gasterosteus* d'après le nombre et la disposition de leurs plaques latérales. Ce sont les espèces classiques : *Gasterosteus gymnurus*, *G. semiarmatus* et *G. trachurus*. Je montrerai que ce ne sont pas trois espèces, mais trois *formes* qui se succèdent au cours de l'ontogénèse et se rencontrent parfois mélangées dans une même population. Les Épinoches du Nord réalisent seules leur complet développement et se cuirassent en totalité. A mesure qu'on va vers le Sud, un plus grand nombre d'individus s'arrêtent dans leur développement et demeurent toute leur vie *semiarmatus* ou *gymnurus*. Encore plus au Sud la plupart des Épinoches restent nues. En d'autres termes encore, on peut dire qu'une Épinoche septentrionale passe successivement par des formes qui sont définitives chez les Épinoches méridionales.

Ce fait et beaucoup d'autres du même ordre m'ont autorisé à faire une révision de la systématique des Épinoches. J'ai dû sacrifier la plupart des espèces ou, plus exactement, des *noms spécifiques* qui encombraient la nomenclature. Certaines personnes me qualifieront de révolutionnaire. Elles diront peut-être que je suis superficiel en négligeant quelques détails de la structure des Épinoches auxquels des naturalistes comme BLANCHARD (1866) et SAUVAGE (1874) ont attribué une grande valeur. Mais lequel est superficiel, de celui qui fonde son opinion sur l'examen de milliers d'individus, ou de celui qui se contente d'observer les quelques spécimens d'une collection ichthyologique ?

J'ai d'ailleurs la satisfaction d'avoir répondu, dans une certaine mesure, à ce vœu exprimé par FATIO, en 1882 :

« Plusieurs auteurs, dit-il, ont discuté déjà et réduit au rôle de variétés bon nombre des formes supposées spécifiques des Épinoches; toutefois, *un travail général et détaillé sur cet ensemble de prétendues espèces serait encore fort à désirer*. Une étude suivie de la variabilité, dans les diverses conditions, pourra seule, en effet, imposer comme vérité prouvée, la réduction à une espèce des nombreuses Épinoches européennes, réduction à laquelle semblent amener le raisonnement et l'observation. »

Mon travail comprendra trois parties consacrées respectivement : 1^o à la distribution géographique et à la bionomie; 2^o aux recherches biométriques; 3^o à la systématique.

Au préalable, je vais présenter le matériel qui m'a servi pour l'étude de la variabilité.

Présentation du matériel étudié. Liste des Stations. — Les 8.944 *Gasterosteus* et les 418 *Pygosteus* qui ont constitué mes matériaux d'étude proviennent de 45 Stations distribuées en Europe et en Algérie, depuis le 60^o jusqu'au 36^o de latitude Nord. Dix-huit d'entre elles sont des Stations d'eau saumâtre ou marine. Les autres sont des Stations d'eau douce.

Dans le Tableau suivant, les Stations sont classées par ordre de latitude décroissante. Les coordonnées géographiques sont rapportées au méridien de Greenwich. La salinité est exprimée par les initiales E. S. (eau salée) ou E. D. (eau douce). Quelquefois il m'a été possible de préciser davantage en indiquant le poids de Na Cl par litre au moment de la capture des Épinoches.

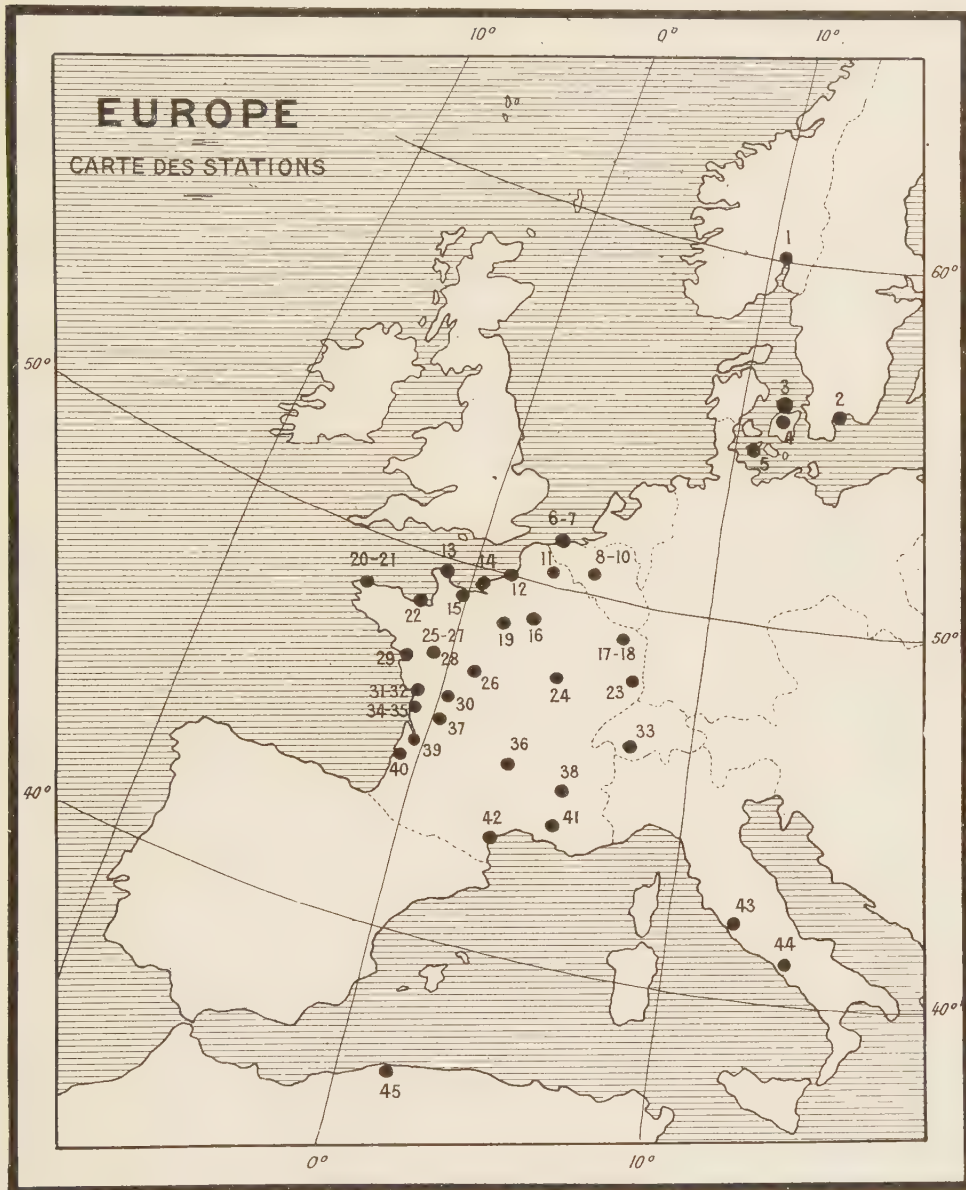


FIG. 15. — Carte des Stations de *Gasterosteus* et de *Pygosteus*. — Voir la liste des Stations pour la signification des numéros d'ordre.

Liste des Stations d'Épinoches et d'Épinochettes étudiées

NUMÉRO de la station	LIEU DE LA CAPTURE	LATITUDE	LONGITUDE	SALINITÉ	DATE DE LA CAPTURE	EASTEROSTEUS	PYGOSTEUS
NORVÈGE							
1	Drobak. — Petite baie dans le fjord de Kristiana. Végétation de Zostères.....	59°39' N.	10°32' E.	E. S.	Fin Mai 1924	323	
SUÈDE							
2	Karlsham. — Plage de l'île Bokon, dans l'archipel Blekinge. Végétation de <i>Fucus</i> et de <i>Potamogeton</i>	56°10' N.	14°44' E.	8‰	Avril-Mai 1920	342	
DANEMARK							
3	Entrée de Roskilde Fjord. — C'est la stat. 70 de SCHMIDT (1920)	55°56' N.	11°44' E.	20‰	Fin Juin 1924	329	
4	Fond de Roskilde Fjord. — C'est la stat. 34 de SCHMIDT (1917), près de Langholm.....	55°42' N.	11°52' E.	12‰	23 Nov. 1923	709	24
5	Kjelds Nor. — Dans la mer Baltique, au phare de Kjelds Nor, un peu au sud de Langeland...	54°40' N.	10°37' E.	12‰	15 Fév. 1918	216	
BELGIQUE							
6	Port d'Ostende	51°15' N.	2°49' E.	E. S.	Avril 1924	44	
7	Plat pays d'Ostende	»	»	E. S.	Juin 1924	321	40
8	Louvain. — Ruisseau de Kessel-Loo.....	50°51' N.	4°34' E.	E. D.	25 Août 1924	144	51
9	Louvain. — Ruisseau.....	»	»	»	22 Juillet 1924	99	
10	Louvain. — Ruisseau.....	»	»	»	Juin 1924		19
FRANCE							
11	Marcoing (Nord). — Ruisseau reliant deux étangs alimentés par des sources.....	50° 8' N.	3° 4' E.	E. D.	Avril 1923	120	1
12	Abbeville (Somme). — Dans la Somme, près de son embouchure. Ces Epinoches font partie des collections du Muséum de Paris (nos 1494, 2348, 7078, 7079, 7151, 7152, 7153).....	50° 6' N.	1°44' E.	E. S.	?	29	
13	Saint-Vaast-la-Hougue (Manche). — Dans la Saire.....	49°35' N.	1°22' W.	E. D.	Mai 1924	42	30
14	Harfleur (Seine-Inférieure). — Dans la Lézarde et le canal de Tancarville.....	49°30' N.	0°15' E.	E. S.	2 Juillet 1924	502	10
15	Caen (Calvados). — Ruisseau....	49°10' N.	0°28' W.	E. D.	Fin Mars 1923	4	51

NUMÉRO de la station	LIEU DE LA CAPTURE	LATITUDE	LONGITUDE	SALINITÉ	DATE DE LA CAPTURE	GASTEROSTEUS	PYGOSTEUS
FRANCE (suite)							
16	Montfermeil (Seine-et-Oise). — Etang du vieux château	48°53' N.	2° 1' E.	E. D.	Mai-juin 1923	141	
17	Dieuze (Meurthe). — Mare au pied d'une butte de résidus de saline	48°49' N.	6°37' E.	E. S.	Août 1923	94	
18	Château-Salins (Meurthe). — Dans la petite Seille	48°49' N.	6°24' E.	E. D.	20 Sept. 1923	42	
19	Versailles (Seine-et-Oise). — Etang	48°48' N.	2° E.	E. D.	10 Avril 1923	100	
20	Roscoff (Finistère). — Fossé d'eau saumâtre, au fond de l'anse de Laber, près de la Station biolo- gique. Voir BORCEA (1904), BER- TIN (1920), GUEYLARD (1924)	48°43' N.	4° 6' W.	9-12 ‰	10 Sept. 1920 20 Août 1921 8 Mai 1924 20 Août 1924	47 300 94 314	
21	Santec (Finistère). — Ruisselet affluent de l'Odern, près du moulin de Kérelhec	48°41' N.	4° 8' W.	E. D.	30 Août 1921	112	
22	Baie du Mont Saint-Michel (Côtes-du-Nord). — Pêcheries fixes, à 4 kil. de la côte, au large de Cancale, Saint-Benoît, Hirel, Le Vivier. Ces Epinoches vien- nent des ruisseaux de la côte	48°39' N.	1°51' W.	E. S.	25 Octob. 1923 15 Avril 1924 30 Mai 1924	24 201 11	
23	Colmar (Haut-Rhin). — Dans la Lauch, qui descend de la vallée de Guebwiller	48° 5' N.	7°15' E.	E. D.	9 Mai 1924	320	
24	Bazarnes (Yonne). — Dans le Ru, à 200 mètres de son embouchure dans l'Yonne	47°40' N.	3°33' E.	E. D.	24 Août 1923	18	
25	Saint-Quentin-lès-Beaurepaire (Maine-et-Loire). — Dans le Verdun, affluent du Loir	47°37' N.	0°13' W.	E. D.	6 Août 1923		15
26	Mesland (Loir-et-Cher). — Dans un ruisseau	47°30' N.	1° 1' E.	E. D.	?	9	
27	Gennes (Maine-et-Loire). — Dans un ruisseau, affluent de la Loire	47°25' N.	0°41' W.	E. D.	26 Juillet 1923	14	50
28	La Riverolle (Maine-et-Loire). — Dans la Riverolle, sous-affluent de la Loire	47°23' N.	0°16' W.	E. D.	10 Juillet 1923		45
29	Machecoul (Loire-Inférieure). — Dans le Falleron, à 10 kilom. de son embouchure dans la baie de Bourgneuf	47° N.	1°56' W.	E. S.	Décemb. 1923	94	
30	La Roche-Prémarie (Vienne). — Dans la Doux, affluent du Clain, au sud de Poitiers	46°30' N.	0°14' E.	E. D.	19 Sept. 1921		33

NUMÉRO de la station	LIEU DE LA CAPTURE	LATITUDE	LONGITUDE	SALINITÉ	DATE DE LA CAPTURE	GASTEROSTEUS	PYGOSTEUS
FRANCE (suite)							
31	Arçais (Deux-Sèvres). — Entre Vix et Arçais, dans les marais de la Sèvre Niortaise.....	46° 18' N.	0° 48' W.	E. D.	29 Juin 1924	16	
32	Baie de l'Aiguillon (Deux-Sèvres).	46° 18' N.	1° 14' W.	E. S.	15 Sept. 1923	11	
SUISSE							
33	Sierre (canton du Valais). — Dans les canaux d'écoulement des marais de la haute vallée du Rhône. Altitude 538 mètres....	46° 17' N.	7° 38' E.	E. D.	15 Avril 1924	410	
FRANCE							
34	Angoulins-sur-Mer (Charente-Inférieure). — Dans une ancienne saline transformée en huîtrière, à la pointe du Ché....	46° 6' N.	1° 8' W.	34 ‰	Juin 1923	14	
35	Saint Laurent-de-la-Prée (Charente-Inférieure). — Dans une dérivation de la Charente à environ 10 kil. de son embouchure.	45° 59' N.	1° W.	16 ‰	10 Août 1924	177	
36	Ennezat (Puy-de-Dôme). — Dans l'Ambène, au moulin de la Finas.	45° 54' N.	3° 7' E.	E. D.	Juillet 1923 Mai 1924	204 232	
37	Angoulême (Charente). — Dans la Charente, à 140 kilom. de son embouchure.....	45° 39' N.	0° 4' E.	E. D.	19 Avril 1924	131	36
38	Valence (Drôme). — Dans le Charran, près de sa source....	44° 56' N.	4° 47' E.	E. D.	15 Avril 1924	482	
39	Bordeaux (Gironde). — Dans le Serpent, affluent de la Garonne, à 2 kilom. de Bordeaux.....	44° 50' N.	0° 41' W.	E. D.	Septemb. 1922	»	13
40	Le Teich (Gironde). — Dans une dérivation de la Leyre, près de son embouchure dans le bassin d'Arcachon.....	44° 39' N.	1° 8' W.	14 ‰	15 Août 1923 15 Mai 1924	400 210	
41	Velleron (Vaucluse). — Dans la Sorgue, après une longue période de fortes eaux.....	43° 57' N.	4° 55' E.	E. D.	26 Avril 1924	299	
42	Palavas (Hérault). — Dans l'étang de l'Arnel. Végétation d'Ulves et de Zostères.....	43° 31' N.	3° 49' E.	E. S.	Février 1922	247	
ITALIE							
43	Genzano . — Dans le Lago di Nemi, à 21 kilom. au sud-est de Rome.	41° 43' N.	12° 37' E.	E. D.	Avril 1924	69	
44	Sarno . — Près de Naples, dans la rivière de Sarno, à 15 kilom. de son embouchure.....	40° 49' N.	14° 20' E.	E. D.	Fin mai 1924	846	
ALGÉRIE							
45	Maison Carrée (Alger). — Dans l'oued Smar, plaine de la Mitidja.	36° 43' N.	3° E.	E. D.	3 Juillet 1923 4 Juin 1924	9 28	

Mes recherches sur la distribution géographique et la bionomie des Épinoches et Épinochettes de la faune française reposent sur une vaste enquête à laquelle j'ai pu intéresser l'Administration des Eaux et Forêts. MM. les Conservateurs, Inspecteurs et Brigadiers m'ont fait parvenir très aimablement des listes de localités et autres indications fort précieuses. Plusieurs personnes ont également répondu à mes demandes de renseignements parues dans le *Bulletin de la Société Linnéenne de Lyon*, dans le *Bulletin du Syndicat central des Sociétés de pêche à la ligne*, dans le *Chasseur français*, etc. M. CUÉNOT, Professeur à la Faculté des Sciences de Nancy; M. LÉGER, Professeur à la Faculté des Sciences de Grenoble; M. RÉMY PERRIER, Professeur à la Faculté des Sciences de Paris; M. DESPAX, Préparateur à la Faculté des Sciences de Toulouse; M. RAYMOND ROLLINAT, Naturaliste à Argenton-sur-Creuse (Indre), m'ont fait part de leurs connaissances relatives à certaines catégories d'Épinoches. A tous j'adresse mes remerciements les plus vifs.

Toute ma reconnaissance est acquise d'autre part aux personnes qui m'ont adressé des Épinoches et des Épinochettes pour l'étude biométrique. A part les populations de Roscoff (St. 20), de Santee (St. 21), de la Roche Prémarie (St. 30), de Saint-Laurent-de-la-Prée (St. 35) et du Teich (St. 40), que j'ai étudiées sur place au cours des vacances de 1921 à 1924; hormis également les Épinoches de Montfermeil (St. 16), que j'ai suivies semaine par semaine pendant une partie de l'année dernière, je dois la presque totalité de mon matériel aux envoyeurs suivants :

Norvège. — St. 1 : M. le D^r HJALMAR BROCH, Directeur de la Station biologique de Drøbak.

Suède. — St. 2 : M. le D^r NORDQUIST et M. le D^r CH. HESSLE, de Stockholm.

Danemark. — St. 3 à 5 : M. le D^r J. SCHMIDT, Directeur du Laboratoire Carlsberg; M. le D^r VILH. EGE et M. A. VEDEL TANING, Assistants du Laboratoire Carlsberg, à Copenhague.

Belgique. — St. 6 à 10 : M. le D^r GILSON, Directeur du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique; M. A. VANDEVELDE, Pisciculteur à Louvain.

Suisse. — St. 33 : M. M. VOUGA, Inspecteur général de la pêche du canton de Neuchâtel; M. H. PAPON, Membre de la Commission de pêche du canton du Valais, à Sierre.

Italie. — St. 43 : M. le D^r UMBERTO D'ANCOMA, Assistant à l'Institut d'Anatomie comparée de Rome — St. 44 : M. CH. SANTARELLI, Assistant à la Station zoologique de Naples.

France. — St. 11 : M. V. RIONDEL, Fermier de pêche à Marcoing (Nord). — St. 13 : M. J. DELPHY, Préparateur à la Sorbonne, et M. M. MALITTE, Ostréiculteur à Saint-Vaast-la-Hougue (Manche) — St. 14 : M. le D^r A. LOIR, Directeur du Muséum d'Histoire naturelle du Havre, et MM. LEBRET et LEGANGNEUX, Attachés au Muséum — St. 15 : M. MERCIER, Professeur à la Faculté des Sciences de Caen — St. 17 et 18 : M. R. OBRÉ, Professeur agrégé au Lycée de Nancy — St. 19 : M. l'abbé LE COQ, à Versailles — St. 22 : M. P. CHEVEY, Préparateur au Muséum de Paris — St. 23 : M. H. INGOLD, Inspecteur principal des Eaux et Forêts à Colmar (Haut-Rhin) — St. 24 : M. le D^r J. PELLEGRIN, Assistant au Muséum de Paris — St. 25, 27, 28 : M. J. LE CLERC, Inspecteur des Eaux et Forêts aux Ponts-de-Cé (Maine-et-Loire) — St. 26 : M. le D^r J. BUISSON — St. 29 : M. le D^r A. VOYER, à Machecoul (Loire-

Inférieure) — St. 31, 32, 34 : M. le Dr E. LOPPÉ, à La Rochelle — St. 36 : M. H. DOMINIQUE, Meunier à Ennezat (Puy-de-Dôme) — St. 37 : M. G. TALINEAU, Brigadier des Eaux et Forêts à Recoux par l'Isle d'Espagnac (Charente) — St. 38 : M. CHAUDEY, Conservateur des Eaux et Forêts, et M. GRAIL, Inspecteur-Adjoint des Eaux et Forêts, à Valence (Drôme) — St. 39 : Mme GAIN, à Bordeaux — St. 41 : M. REGNIER, Inspecteur-Adjoint des Eaux et Forêts, à Carpentras, et M. NICOLAS, Garde des Eaux et Forêts, à Velleron (Vaucluse) — St. 42 : M. DUBOSCQ, Professeur à la Faculté des Sciences de Montpellier, et M. C. BINQUET, Naturaliste — St. 45 : M. C. ARAMBOURG, Professeur à l'École d'Agriculture, et M. GAUTIER, Préparateur à la Faculté des Sciences d'Alger.

Mes recherches ont été effectuées principalement à la Sorbonne et au Muséum d'Histoire naturelle de Paris. Je les dédie à M. le Professeur CHARLES PÉREZ et à M. le Professeur LOUIS ROULE qui m'ont prodigué leurs conseils et les ressources de leurs laboratoires. J'ai pu consulter, grâce à l'obligeance de M. ROULE, les collections d'Épinoches et d'Épinochettes organisées au Muséum par BLANCHARD (1866) et SAUVAGE (1874).

La Société de Biologie, sur la proposition de M. G. BOHN, Chef des travaux pratiques à la Sorbonne, m'a accordé, en 1922, une subvention pour me permettre de poursuivre mes recherches.

Enfin je ne saurais omettre de remercier chaleureusement M. le Professeur JOUBIN, Membre de l'Institut, Directeur des *Annales de l'Institut Océanographique*, qui a bien voulu m'offrir une place dans ce recueil.

PREMIÈRE PARTIE

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE ET BIONOMIE

CHAPITRE PREMIER

Distribution géographique du genre *Gasterosteus*

§ 1. — **Distribution géographique en France.** — J'exposerai dans ce paragraphe les résultats de l'enquête que j'ai pu mener à bien grâce au concours de l'Administration des Eaux et Forêts. MM. les Conservateurs, Inspecteurs et Brigadiers m'ont fait parvenir des indications précises sur l'existence ou l'absence d'Épinoches dans leurs circonscriptions respectives. D'autres personnes ont également répondu aux demandes de renseignements formulées par moi dans plusieurs revues et journaux.

J'ai utilisé en outre les Faunes locales. Malheureusement ces Faunes se contredisent fréquemment ou donnent des indications manifestement inexactes, telle cette *Statistique scientifique d'Eure-et-Loir*, due à MARCHAND, LAMY et DE BOISVILLETTE (1867), où se trouve citée la forme *trachurus* comme très commune aux environs de Chartres. L'*Etude sur les poissons de l'Anjou* de SOLAND (1869) ne vaut guère mieux. L'auteur y énumère tous les noms spécifiques qu'il connaît : *Gasterosteus aculeatus*, *semiloricatus*, *semiarmatus*, *nemausensis*, *quadrispinosa*, *leirus*, sans se soucier, vraisemblablement, de savoir s'ils correspondent à une réalité pour les eaux douces du département de Maine-et-Loire.

Les auteurs de Faunes locales commettent ainsi très souvent de grossières erreurs de détermination.

J'excepterai cependant MOREAU (1898), à qui nous sommes redevables d'une intéressante étude sur les poissons du département de l'Yonne; PARATRE (1893), puis MARTIN et ROLLINAT (1894, 1914), qui ont étudié en détails la faune ichthyologique de l'Indre et de la France centrale; GADEAU DE KERVILLE (1897) pour sa *Faune de la Normandie*; enfin GÉHIN (1868), dont la *Révision des poissons du Département de la Moselle* renferme de pénétrantes remarques sur l'application des théories transformistes à la variabilité des Épinoches et des Épinochettes de Lorraine.

Dans la carte ci-jointe (fig. 16), le grisé représente les régions à Épinoches. Chaque point noir est une localité où elles existent en toute certitude. Les chiffres désignent, parmi ces localités, celles d'où j'ai pu obtenir un envoi d'Épinoches (voir la liste des Stations).

Les départements français se répartissent en trois catégories, suivant que les Épinoches y sont communes ou rares, ou y font totalement défaut.

1. **Départements où les Épinoches sont communes.** — Ces départements, au nombre d'une quarantaine, représentent environ la moitié du territoire français. Ils occupent surtout le Nord, le Nord-Ouest et le Nord-Est de la France, c'est-à-dire le Bassin de Paris et ses annexes jusqu'aux frontières de Belgique et d'Allemagne et jusqu'au littoral de la Manche. Tous ces pays de plaine, arrosés par la Seine, l'Escaut, la Meuse et le Rhin, ainsi que par leurs affluents et sous-affluents, conviennent à merveille aux Épinoches qui y trouvent les petits ruisseaux herbeux et à cours lent favorables à leur ponte.

Autant qu'il m'est possible d'en juger par les documents d'origines si diverses qui me sont parvenus, les zones de prédilection pour les Épinoches sont la Flandre et la Lorraine. Un Fermier de pêche de la région de Cambrai (Nord) m'écrit que les Épinoches pullulent dans l'Escaut non navigable, dans le canal de Saint-Quentin et surtout dans les ruisseaux et étangs si nombreux de la plaine flamande. « J'en ai pris, dit-il, par millions et je possède un

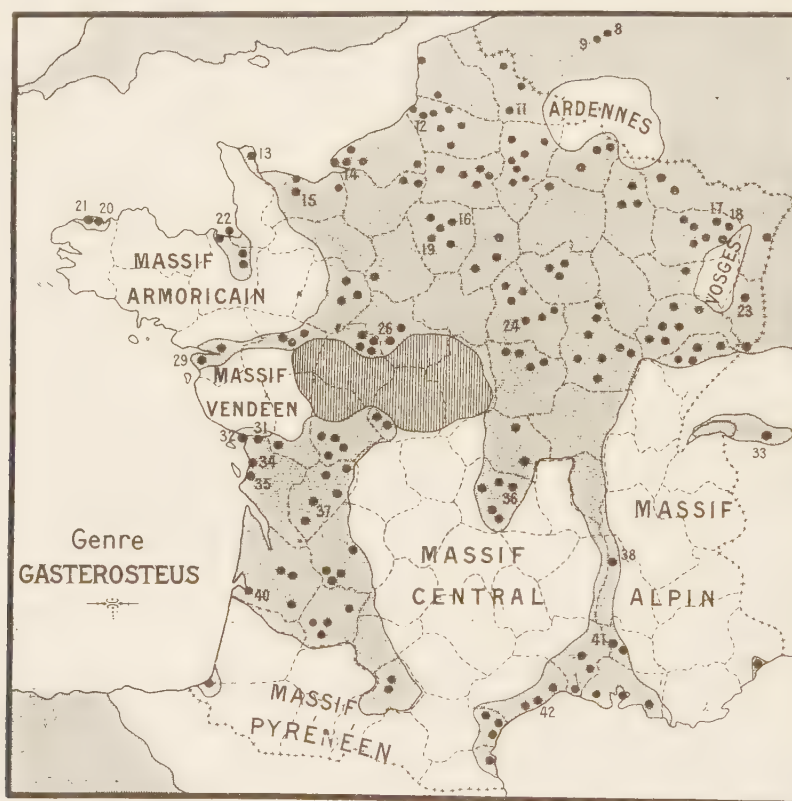


FIG. 16. — Distribution du genre *Gasterosteus* en France. — Le grisé représente les régions à Épinoches. Chaque point noir est une Station d'Épinoches. Les chiffres désignent les Stations d'où j'ai reçu des spécimens pour l'étude biométrique.

petit étang d'eau vive qui en est *plein*. » D'autre part GÉHIN (1868) insiste sur l'extrême abondance des Épinoches dans la plupart des ruisseaux affluents de la Moselle, aux environs de Metz, de Briey, de Sierck, de Bitche, de Bouzonville, etc. On trouve des Épinoches jusque dans les mares salées de Lorraine triasique. FLORENTIN (1899) les a étudiées dans les vallées de la Meurthe (Dombasle, Laneuveville), de la Seille (Vic, Marsal) et du Sanon (Einville). J'ai reçu moi-même des Épinoches de Dieuze (Stat. 17) et de Château-Salins (Stat. 18).

La plaine d'Alsace est aussi fort riche en Épinoches. J'en ai de Colmar (Stat. 23). Par contre la Champagne et l'Orléanais, sans en être dépourvus, en possèdent beaucoup moins que les régions précédentes.

Les Épinoches sont abondamment répandues sur tout le littoral de Picardie, d'Artois et de Normandie. GIARD (1900) et SIEDLECKI (1903) ont effectué des recherches sur la résistance aux changements de salinité des Épinoches du Wimereux. BLANCHARD (1866) a décrit, d'après les Collections ichthyologiques du Muséum, des Épinoches d'Abbeville et du hable d'Ault (Somme), du Havre (Seine-Inférieure) et de Caen (Calvados). Enfin mes Stations 12, 13, 14 et 15 ont été choisies dans les mêmes régions.

Dans le Centre et le Sud de la France, les contrées à Épinoches sont plus restreintes et moins en continuité les unes avec les autres. Ce sont les vallées de la Loire et de l'Allier, notamment les plaines (Bourbonnais, Limagne) de leur cours supérieur. Ce sont aussi les vallées de la Charente et du Clain, celle de la Garonne en aval de Toulouse, enfin celles du Rhône, de la Saône et du Doubs.

II. **Départements sans Épinoches.** — Ils sont au nombre d'une trentaine et laissés en blanc sur la carte (fig. 16). On voit qu'ils coïncident assez exactement avec les régions montagneuses et les pénéplaines schisto-cristallines : Alpes, Pyrénées, Massif central, Massif armorico-vendéen, Ardenne et Hautes-Vosges. La région pyrénéenne et le Massif central sont unis par la région sans Épinoches de la Montagne Noire.

Les causes de l'absence des Épinoches dans les régions que je viens de mentionner ressortiront mieux dans le Chapitre II qui traitera de la bionomie de ces poissons. On peut songer tout d'abord à la température. Mais les Épinoches sont eurythermes et supportent tous les climats, depuis ceux de l'Islande et du Groenland jusqu'au climat algérien. En outre, il existe, dans certaines conditions, des Épinoches de montagnes. Il y en a dans le lac Pavin et dans le lac de Guéry (Puy-de-Dôme), où les écarts de température annuelle sont de 15 à 20° C. Autre fait : des Épinoches se sont acclimatées récemment dans la haute vallée du Rhône. J'en reparlerai à propos de la Suisse.

La cause en jeu est-elle la faible teneur en calcaire des eaux provenant de terrains schisteux et granitiques ? Mais il y a des Épinoches dans la Leyre (Stat. 40), bien que ce soit un ruisseau landais, à lit de sable et de nature essentiellement siliceuse. D'autre part, le Massif central, — en particulier les départements du Cantal, du Puy-de-Dôme et de la Corrèze, — possèdent beaucoup d'écrevisses (*Astacus*), animaux ayant tout autant besoin de CO²Ca que les Épinoches.

La véritable raison pour laquelle ces poissons font défaut aux régions montagneuses me paraît être la rapidité des cours d'eau dont la plupart ont une allure torrentielle. Ces ruisseaux sont aussi le plus souvent dépourvus de la végétation indispensable aux Épinoches pour nidifier.

III. **Départements où les Épinoches sont rares.** — Ces départements, au nombre d'une quinzaine, peuvent se répartir en trois groupes :

1^o **Départements limitrophes de régions montagneuses.** — Exemples : Drôme, Haute-Garonne, Sarthe, Vosges, Ardennes. Dans la Drôme, resserrée entre le Massif central et les Alpes, les Épinoches n'existent qu'au voisinage immédiat du Rhône, à Valence (Stat. 38). Des 4 arrondissements de la Haute-Garonne, celui de Saint-Gaudens, le plus franchement pyrénéen, est privé d'Épinoches ; les autres en possèdent quelque peu, notamment aux environs de Toulouse. Dans la Sarthe, M. l'Inspecteur principal des Eaux et Forêts m'indique

que les *Épinoches* fréquentent l'Huisne et la Mèze, dans la moitié Est du département, mais sont à peu près inexistantes à l'Ouest, c'est-à-dire aux confins de la Mayenne et du Massif armoricain. Pour ce qui est des Vosges, ce département ne possède d'*Épinoches* que dans sa partie occidentale, de moyenne altitude, où elles ont été signalées par BLANCHARD (1866) et LUNEL (1881).

2° *Départements côtiers*. — Exemples : Alpes-Maritimes, Hérault, Aude, Pyrénées-Orientales, Basses-Pyrénées, Finistère, Ille-et-Vilaine. L'Administration des Eaux et Forêts m'a fourni des états négatifs au sujet de l'existence d'*Épinoches* dans ces départements. Or, une enquête plus approfondie m'a permis d'établir qu'ils possèdent tout de même des *Épinoches*, mais localisées sur le littoral, de préférence en eau saumâtre. L'Administration des Eaux et Forêts est muette sur ce genre d'habitats qui fait partie du ressort de l'Administration de la Marine.

GOURRET (1897) énumère tous les étangs littoraux de la côte méditerranéenne qui renferment des *Épinoches* : étangs de Salses (Pyrénées-Orientales), de Gruissan et de Bages (Aude), de Palavas (Hérault). Ma station 42 est l'étang de l'Arnel.

Risso (1810) signale des *Épinoches* dans les îles du Var, près de Nice (Alpes-Maritimes). MOREAU (1881) indique leur existence à Bayonne (Basses-Pyrénées).

Les départements bretons sont privés d'*Épinoches*; cependant il y en a sur le littoral du Finistère, à Roscoff et à Santec, où j'ai choisi mes stations 20 et 21. Les cours d'eau côtiers qui se jettent dans la Manche, entre Cancale et Pontorson (Ille-et-Vilaine), contiennent aussi des *Épinoches* qui se rendent, pendant une partie de l'année, jusqu'aux pêcheries fixes de la baie du Mont Saint-Michel (Stat. 22). Parmi ces cours d'eau côtiers, il en est un, plus important que les autres, le Couesnon, où se trouvent des *Épinoches* jusqu'à Parigné et Galaché, aux environs de Fougères. Ces indications me sont fournies par M. l'Inspecteur principal des Eaux et Forêts à Rennes et confirmées par une lettre de M. le Président de la Gaule Fougèraise.

3° *Départements où dominant les Épinochettes*. — Exemple : Cher, Indre, Indre-et-Loire, Vienne, Maine-et-Loire. Je les ai couverts de hachures dans la figure 16. Ils constituent une sorte d'îlot où les *Épinoches* sont rares, tandis que pullulent les *Épinochettes* (*Pygosteus*).

§ 2. **Distribution géographique en Europe**. — J'ai dressé la carte de cette répartition géographique (fig. 17). Les hachures représentent les régions sans *Épinoches*. Chaque point noir est au contraire une Station où elles sont signalées. Or on peut voir que d'immenses contrées, par exemple la Russie, les pays Balkaniques et l'Espagne, ne comportent provisoirement ni hachures ni points noirs. C'est que je n'ai pu obtenir aucun renseignement en ce qui les concerne.

Auteurs et documents consultés — Pour la **Scandinavie** : EKSTRÖM (1835), MALMGREN (1864), COLLETT (1874), LILLJEBORG (1884), SMITT (1895), HUITFELDT KAAS (1923); — pour la **Hollande** : SCHEGEL (1869); — pour la **Belgique** : SELYS LONGCHAMPS (1842), BOULENGER (1893), lettres de M. le Professeur GILSON et de M. l'Inspecteur principal des Eaux et Forêts à Bruxelles; — pour la **Grande-Bretagne** : PENNANT (1769), DONOVAN (1802), YARREL (1830), JOHNSTON (1834), THOMPSON (1834, 1841), JENYNS (1835), PARNELL (1838), BAIKIE (1853), YARREL (1859), VENABLES (1861), PEERS (1864), Mc' INTOSH (1866), COUCH (1867), DAY (1879, 1880), REGAN (1911); — pour l'**Allemagne** : BLOCH (1783), SIEMSEN (1794), GLOGER (1833), GÜNTHER (1853), SIEBOLD (1863), BENECKE (1881), LUNEL (1881), MÜBIUS ET HEINCKE (1883), HEINCKE (1889), ROTH (1920); — pour l'**Autriche-Hongrie** : HECKEL ET KNER (1858), SIEBOLD (1863), — pour la **Suisse** : HARTMANN (1827), FATIO (1882), BLANC (1922), lettres de M. VOUGA, Inspecteur de la pêche à Neuchâtel, et de M. PAPON, Membre de la Commission de la pêche du canton du Valais; — pour

la **Russie** : NORDMANN (1840), KESSLER (1859); — pour l'**Espagne** : STEINDACHNER (1865), BORJA Y GOYENCHE (1920); — pour l'**Italie** : COSTA (1836), HECKEL ET KNER (1858), CANESTRINI (1865), BONIZZI (1869), LUNEL (1881), SEELEY (1866), ROTH (1920), lettre de M. le Dr UMBERTO D'ANCONA, Assistant à l'Institut d'anatomie comparée de Rome

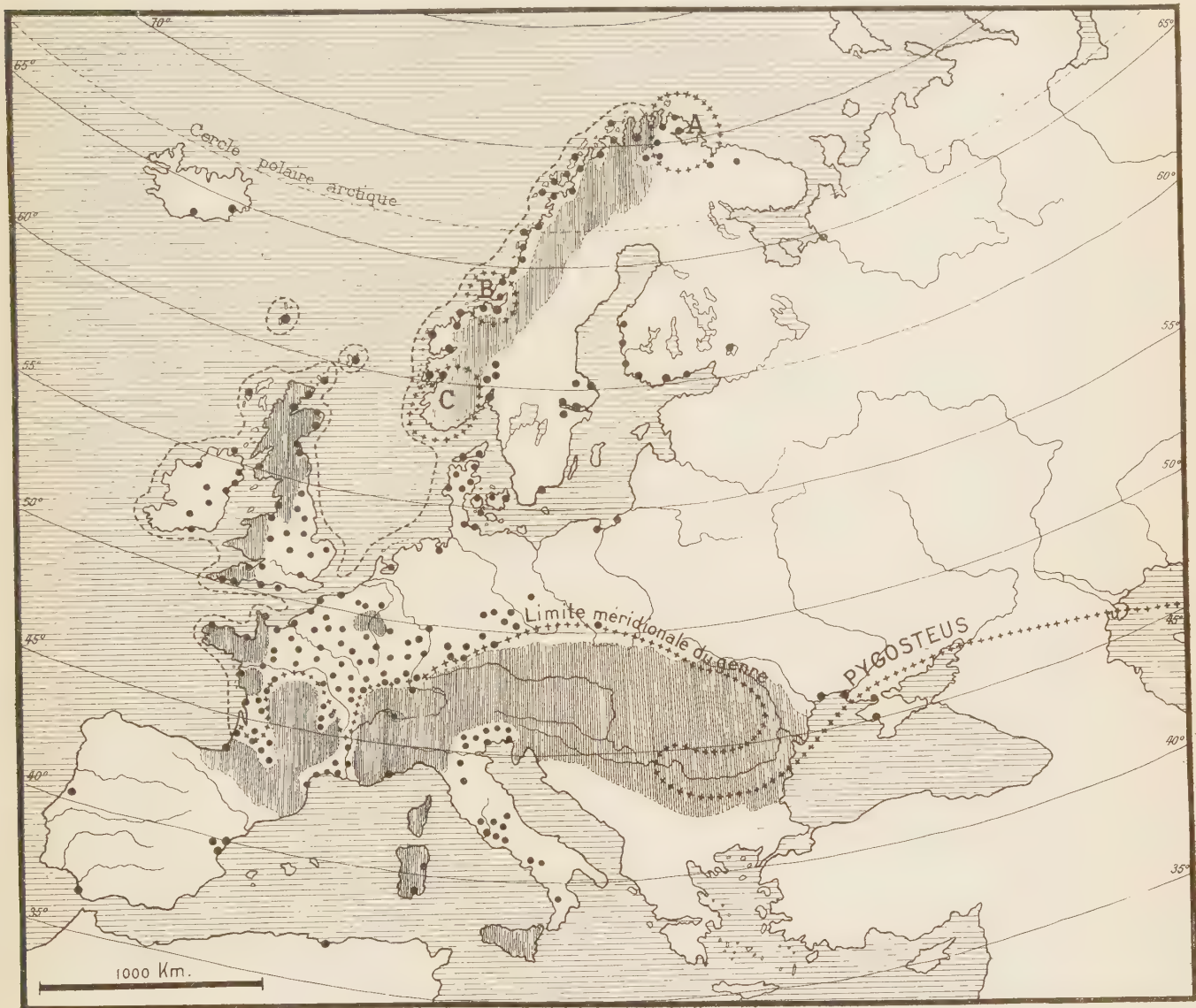


FIG. 17. — *Distribution des Gastérostéidés en Europe.* — Les points noirs sont des Stations de *Gasterosteus*. Les régions hachurées sont dépourvues de *Gasterosteus*. La ligne de croix (+++) qui traverse l'Europe est la limite méridionale du genre *Pygosteus*. Les cercles A, B, C, sont des zones à *Pygosteus*. L'extension du genre *Spinachia* est indiquée le long des côtes par un trait interrompu (---).

Deux faits principaux se dégagent de l'étude de la distribution géographique des Épinoches en France. Je vais montrer qu'ils caractérisent aussi la distribution géographique de ces poissons à travers l'Europe.

1. *Les Épinoches fréquentent les eaux calmes et herbeuses. Il en résulte qu'elles sont en général très communes dans les contrées de faible altitude, tandis qu'elles font défaut aux régions de montagnes.*

Scandinavie — En Scandinavie, la terre haute, abrupte, hérissée, c'est la Norvège; la terre basse, relativement plate, c'est la Suède. DE LAPPARENT (1907) compare la péninsule scandinave à une sorte de toit formé de deux versants très inégaux, l'un qui plonge brusquement vers l'Atlantique, l'autre doucement incliné en sens inverse. L'altitude moyenne de la Norvège est donc plus considérable que celle de la Suède. Or la distribution des Épinoches est influencée par cette différence d'altitude.

En Norvège, étant donnée la présence des Alpes scandinaves, les Épinoches sont exclusivement côtières. Elles fréquentent tous les fjords mais ne remontent pas aussi loin que le saumon dans les rivières affluentes. HUITFELDT KAAS (1923) ne cite que 3 cas de pénétration plus accentuée : 1^o dans la région du cap Nord; 2^o dans celle de Bergen; 3^o dans celle de Kristiania. C'est ainsi qu'il existe des Épinoches dans les fjords (Tyrifjord et Randsfjord) qui prolongent vers le Nord celui de Kristiania, jusqu'à une altitude de 132 mètres, altitude limite.

En Suède, par suite du moindre relief, les Épinoches pénètrent plus avant dans l'intérieur et occupent la presque totalité du territoire. LINNÉ (1758) a pris son type spécifique, *Gasterosteus aculeatus*, vraisemblablement à Upsal. EKSTRÖM (1835) a étudié les Épinoches de Stockholm et de Mörkö.

Pays-Bas — La Hollande et la Belgique, pays plats et traversés par une multitude de rivières et de canaux, conviennent tout particulièrement aux Épinoches. SELYS LONGCHAMPS (1842) dit qu'elles sont très communes dans tous les ruisseaux. En outre, M. l'Inspecteur principal des Eaux et Forêts à Bruxelles m'écrit que « les Épinoches se rencontrent communément dans les endroits tranquilles des rivières à cours lent de moyenne et de basse Belgique, ainsi que dans les étangs, les mares, les fossés ». Comme celles de France et de Norvège, les Épinoches belges redoutent par conséquent les eaux rapides des régions montueuses. Très abondantes dans le Brabant et la Hesbaye (régions plates de Bruxelles et de Liège), elles se raréfient vers le Sud-Est et finissent par manquer dans les ruisseaux qui descendent du Condroz et de l'Ardenne.

Iles Britanniques — Les Épinoches ne sont très communes qu'en deux parties des îles Britanniques : 1^o dans le bassin de Londres que prolongent vers le Nord le Lincolnshire et le Lancashire (dépression de Liverpool); 2^o dans la plaine centrale de l'Irlande.

Elles manquent au contraire, mis à part le littoral, sur toute l'étendue des hautes terres d'Écosse, de la chaîne Pennine, du pays de Galles et de la Cornouailles. Régions élevées et régions schisto-cristallines ou granitiques conviennent aussi peu les unes que les autres à leur existence.

Suisse. — Dans sa *Faune des Vertébrés de la Suisse*, FATIO (1882) affirme que l'Épinoche ne se rencontre qu'aux environs de Bâle, dans la Wiese et dans la Birse, affluents du Rhin, c'est-à-dire à la limite même du massif montagneux helvétique. Or, en 1921 et en 1922, plusieurs Stations nouvelles ont été découvertes.

1^o A Échallens (627 m. d'altitude), dans une rivière affluente du lac de Neuchâtel;

2^o A Sierre (538 m.), dans la haute vallée du Rhône;

3^o A Villeneuve, à Tour-de-Peilz et à Vevay, sur la rive orientale du lac Léman (375 m.).

Actuellement, les Épinoches de Sierre constituent une importante colonie dont j'ai pu recevoir de nombreux spécimens (Stat. 33). Les personnes qui me les ont fait parvenir font remonter leur acclimatation à une vingtaine d'années. Elles proviendraient de poissons élevés en aquarium par un amateur et introduits en Suisse où ils se seraient ensuite répandus à la faveur d'un accident.

L'existence d'Épinoches dans la haute vallée du Rhône n'infirme en aucune manière la règle générale de leur inexistence dans les régions montagneuses. Les seules conditions qui importent à la vie des Épinoches sont en effet une eau relativement calme et une abondante végétation aquatique. Or les Épinoches de Sierre, cela va sans dire, n'habitent pas le Rhône lui-même ni les torrents qui l'alimentent. Elles se trouvent, au dire des personnes qui j'ai pu consulter, dans des « canaux d'écoulement de marais », que BLANC (1922) désigne sous les noms de Bras-Noir et de « canal de Sierre ».

Retenons en définitive que les Épinoches n'existent en Suisse que d'une façon tout à fait sporadique et depuis peu d'années.

Allemagne et Autriche-Hongrie. — Les vastes plaines de l'Allemagne du Nord sont favorables au développement des Épinoches. De même la Rhénanie (Duché de Bade, Palatinat). Par contre, à mesure qu'on se rapproche du massif alpin, les Épinoches deviennent de plus en plus rares. La limite méridionale de leur aire d'extension géographique est jalonnée approximativement par le Wurtemberg (Stuttgart, bassin du Neckar), par la Franconie (Würzburg, région de Bayreuth), par le Thuringe (région de Weimar), par la Saxe (Leipzig) et par la Silésie. GLOGER (1833) dit que, dans cette dernière contrée, les Épinoches sont beaucoup moins abondantes qu'ailleurs.

Prolongeant vers l'Est les Alpes autrichiennes, les Karpates sont aussi pour les Épinoches une barrière infranchissable. Il en résulte que l'Autriche et la Hongrie, plus exactement le bassin du Danube, en sont complètement dépourvus, bien qu'il existe des Épinoches dans la Mer Noire, à Odessa, non loin par conséquent de l'embouchure de ce fleuve.

Les seules Épinoches d'Autriche-Hongrie se trouvent aux confins du territoire, par exemple en Carniole (région de Trieste).

Italie — Il n'y a pas d'Épinoches dans les régions montagneuses du Piémont et de la Lombardie. Par contre, elles sont abondantes en Émilie (région de Modène) et surtout en Vénétie. Mon correspondant, M. le Dr UMBERTO D'ANCOMA, énumère le cours inférieur du Pô et son affluent le Mincio, déversoir du lac de Garde, l'Adige, la Brenta, la Piave, le Tagliamento, etc. De Trévise à Venise les Épinoches sont très communes.

Sur le versant occidental de l'Apennin, les Épinoches réapparaissent à Florence, dans le bassin de l'Arno; à Rome, dans celui du Tibre, et à Naples, dans celui du Volturno.

En outre les Épinoches fréquentent un certain nombre de lacs : lac de Garde (65 m. d'altitude), lacs-cratères de Bracciano (164 m.) et de Nemi (321 m.) près de Rome, lac de Scanno dans les Abruzzes. Il n'y a pas lieu de s'en étonner, puisqu'il s'agit de lacs et non de torrents de montagnes. Les Épinoches peuvent y trouver des eaux relativement calmes et herbeuses. D'ailleurs ces lacs ont une altitude qui ne dépasse pas quelques centaines de mètres. Leur cas rappelle celui des lacs français du Massif central : lacs Pavin et de Guéry.

II. *Les Epinoches existent sur toutes les côtes européennes, même sur le littoral de pays dont les eaux douces en sont dépourvues. Tout se passe comme si elles s'étaient étendues de proche en proche le long des côtes.*

Il y a des Épinoches à Archangel et en bordure de la Laponie. HUITFELDT KAAS (1923) les signale avec certitude depuis Varanger fjord jusqu'au cap Nord où elles atteignent leur latitude maxima (71°).

Toute la côte norvégienne et les archipels côtiers (Lofoten) sont peuplés d'Épinoches. HUITFELDT KAAS les représente, sur sa carte, par une ligne rouge ininterrompue allant de Varanger fjord à Idde fjord.

SCHLEGEL (1869) dit qu'on pêche des Épinoches dans le Zuiderzée. Même abondance sur le littoral belge. « J'en ai capturé jusqu'à 3 milles en mer, au large d'Ostende », m'écrit M. le Professeur GILSON. « Les Épinoches, ajoute-t-il, vivent très bien dans nos eaux de faible salinité. »

En raison de sa concentration saline peu considérable, la mer Baltique est sillonnée dans toute son étendue, en dehors de la période reproductrice, par des bandes d'Épinoches qui se laissent prendre quelquefois dans les filets des pêcheurs harenguiers.

Mes stations 2 à 5 se trouvent à l'entrée de la mer Baltique. MÖBIUS et HEINCKE (1883), puis HEINCKE (1889), ont étudié les Épinoches du port de Kiel. Les lagunes du littoral de Prusse orientale sont aussi pour les Épinoches un lieu de prédilection. On raconte qu'au siège de Danzig, en 1807, les habitants firent leur nourriture des Épinoches des fossés de la citadelle. Les golfes de Botnie et de Finlande possèdent aussi ce genre de poissons.

Les côtes d'Angleterre, d'Irlande et d'Écosse sont peuplées d'Épinoches sur toute leur longueur. Il en est de même pour les archipels côtiers (Hébrides, Orcades, Shetland), ainsi que pour l'île de Wight et l'île Rathlin.

Au sujet de la péninsule Ibérique, les seuls auteurs que j'ai pu consulter sont STEINDACHNER (1865) et BORJA Y GOYENCHE (1920). On ignore tout, je crois, de la distribution des Épinoches à l'intérieur de l'Espagne. Vraisemblablement elles doivent manquer à la Meseta, dont l'altitude moyenne élevée s'allie à un régime pseudo-désertique. Quant au littoral, les Épinoches y sont indiquées en trois points : 1° à Coimbra (Portugal); 2° à Cadix, embouchure du Guadalquivir; 3° à Valence, dans le lac Albufera et dans le rio Jucar.

Sur le littoral méditerranéen, la répartition des Épinoches est beaucoup plus sporadique que partout ailleurs. Peut-être aussi a-t-elle été moins étudiée que dans les pays du Nord. Quoi qu'il en soit, après Valence, et mises à part les localités françaises, je ne trouve plus à signaler comme Stations d'eau saumâtre que le port d'Odessa et quelques villes côtières du bord septentrional de la mer Noire.

§ 3. **Épinoches insulaires.** — Le cas des Épinoches qui habitent les îles de l'océan Atlantique et de la Méditerranée est tout particulièrement intéressant, par les conclusions qu'il permet de tirer sur la date probable d'apparition des Épinoches à la surface de la terre.

Voyons d'abord quelles îles sont peuplées d'Épinoches :

1° *Iles Britanniques*, y compris les archipels côtiers des Hébrides, des Orcades et des Shetland. Les Épinoches sont mentionnées dans ces deux derniers groupes d'îles par BAIKIE (1853);

2° *Feroë*;

3° *Islande* où ont été pris les types de *Gasterosteus niger* CUV. et VAL. (1829) et de *G. islandicus*, SAUVAGE (1874);

4° *Greenland*. Les auteurs à consulter sur ce pays sont FABRICIUS (1780), REINHARDT (1838) et SMITT (1895). Ils citent plusieurs Stations d'Épinoches sur la côte occidentale, vers

le 70° de la latitude Nord, notamment le lac de Ritenbenk et l'île de Godhavn. C'est au Groenland que REINHARDT a choisi les types de ses espèces *Gasterosteus dimidiatus* et *G. loricatus* dont je reparlerai en systématique;

5° *Sardaigne*. M. le Dr UMBERTO D'ANCOMA m'écrit qu'il y a des Épinoches dans les lagunes de Cagliari et dans le rio Mannu. Par contre, les Épinoches manquent en Sicile et en Corse. M. l'Inspecteur des Eaux et Forêts à Ajaccio confirme la chose en ce qui concerne cette dernière île.

Je n'ai pu recueillir de renseignement sur l'île d'Elbe ni sur les Baléares.

Demardons-nous maintenant comment a pu se faire le peuplement en Épinoches des îles énumérées ci-dessus. Il faut rejeter tout d'abord l'hypothèse d'une immigration récente d'Épinoches venues par bandes des continents voisins. En effet, les Épinoches n'accomplissent en eau marine, surtout en Méditerranée, que des voyages restreints et non des parcours de centaines ou de milliers de kilomètres. Elles s'éloignent peu des côtes. Or l'Islande est à 1.000 km. du Groenland et à 450 km. des Faroë, qui sont elles-mêmes à 300 km. des îles Shetland et de l'Écosse.

En Méditerranée, si une île avait dû recevoir, à l'exclusion des autres, un apport d'Épinoches, ç'eût été la Sicile, en second lieu la Corse, mais nullement la Sardaigne. En effet, le détroit de Messine n'a que 2 ou 3 km. de largeur et il y a des Épinoches en Calabre. La Corse est à une cinquantaine de kilomètres de la côte toscane et lui est reliée par la chaîne des îles d'Elbe, de Pianosa et de Capraja. Au contraire, la Sardaigne est à plus de 200 km. de l'Italie.

La dissémination des Épinoches n'ayant pu avoir lieu dans l'état actuel de la configuration géographique du globe, force est d'admettre l'hypothèse d'un peuplement accompli à une époque où les îles de l'océan Atlantique et de la mer Méditerranée étaient encore réunies au continent.

Or, la Corse et la Sardaigne, rattachées l'une à l'autre ainsi qu'à la côte des Maures et de l'Esterel, formaient jusqu'au début du Quaternaire une vaste presqu'île, la Tyrrhénide de SUESS, qui ne s'est effondrée que tardivement.

D'autre part, les Faroë, l'Islande et le Groenland sont les vestiges d'un Continent Nordatlantique. Ce continent a relié l'Europe à l'Amérique du Nord jusqu'au Nummulitique (première moitié du Tertiaire). Le continent en question a disparu sous les flots au Néogène.

Ainsi donc les Épinoches ont dû se répandre à la surface de la terre avant le Néogène.

§ 4. **Distribution géographique en Afrique.** — GRANT, en 1872, a signalé des Épinoches dans la région des grands lacs africains, à Ukuni, par 4°5' de latitude. Or cela est une erreur manifeste car toute la famille des Gastérostéidés appartient exclusivement aux zones polaire et tempérée de l'hémisphère boréal.

Les Épinoches ne sont pas, à proprement parler, des poissons africains. Tous les naturalistes qui en ont capturé opéraient en Afrique du Nord et, plus précisément, dans la plaine de la Mitidja, aux environs d'Alger. Là seulement ont été trouvées des Épinoches. Toutes celles des collections du Muséum de Paris et du British Museum proviennent de cette région nettement circonscrite et ont été prises par PLAYFAIR et LETOURNEUX (1871). J'ai moi-même reçu des exemplaires de l'oued Smar (Stat. 45).

Il n'y a pas à s'étonner de la présence d'Épinoches en Afrique du Nord et non dans le reste du continent africain. On sait en effet, par les travaux de BOULENGER (1909-1916) et surtout par les recherches de PELLEGRIN (1921), que la faune des eaux douces du Maroc, de l'Algérie et de la Tunisie assimile ces contrées à l'Europe. Déjà GÜNTHER (1880), dans son

Introduction à l'Etude des Poissons, distinguait trois zones ichthyologiques principales : Nord, Équatoriale et Sud. Il plaçait l'Afrique septentrionale, avec l'Europe et la majeure partie de l'Asie, dans la zone Nord.

Que les Épinoches africaines n'existent qu'aux environs d'Alger est un sujet bien propre à exciter l'imagination. On peut se demander, par exemple, si elles n'ont pas été introduites d'Italie ou de France à une époque historique et de mains d'homme. Cette hypothèse n'est pas invraisemblable, étant donné que le Poisson rouge (*Carassius auratus*), originaire d'Asie, abonde aujourd'hui en certaines parties du Magh' Reb. PLAYFAIR et LETOURNEUX (1871) supposent qu'il fut acclimaté par un sultan, puis revint à l'état de nature. L'Épinoche a pu avoir le même sort. Rien, cependant, ne permet de l'établir avec certitude. Retenons qu'il y avait des Épinoches dans les ruisseaux de la Mitidja dès 1866, époque à laquelle les décrit GÉRAIS. Je montrerai plus tard que les Épinoches algériennes ont des caractères plus méridionaux que celles de France et même d'Italie. Leur acclimatation remonte par conséquent à une date assez ancienne.

§ 5. Distribution géographique en Asie. — Dans son *Traité sur les Migrations des Poissons*, MEEK (1916) paraît affirmer que les Épinoches se trouvent en Asie, depuis l'extrême limite septentrionale de ce continent jusqu'en Transcaucasie et depuis le détroit de Béring jusqu'au Japon. En fait, les recherches bibliographiques auxquelles je me suis livré ne m'ont renseigné que sur deux parties du continent asiatique : 1^o le Kamtchatka; 2^o le Japon. J'ignore s'il existe des Épinoches ailleurs, bien que ce soit extrêmement vraisemblable.

1^o *Épinoches du Kamtchatka.* — Ce sont deux auteurs russes, PALLAS et TILESUS (1811), qui nous renseignent sur ce sujet. Les Épinoches, disent-ils, sont excessivement communes dans les rivières de la presqu'île du Kamtchatka. Trois fleuves au moins, le Kamtchatka, l'Avatscha et le Paratunka, en possèdent avec abondance. Les Épinoches remontent en rivière pour pondre et vont en eau marine pendant l'été. Elles sont parfois en si grand nombre qu'on les donne comme nourriture aux chiens et qu'on en extrait de l'huile par simple ébullition dans l'eau. Les Épinoches ont au Kamtchatka des noms vulgaires et sont connues de tous les habitants. PALLAS leur donne le nom scientifique de *Gasteracanthus cataphractus*; STELLER, celui d'*Oborarius aculeatus*; et CUVIER et VALENCIENNES, celui de *Gasterosteus obolarius*. Je discuterai plus tard cette synonymie.

2^o *Épinoches du Japon.* — JORDAN et STARKS (1903) d'une part, FRANZ (1910) de l'autre, ont décrit comme *Gasterosteus cataphractus* des Épinoches originaires du Japon. Les localités qu'ils citent s'échelonnent du Nord au Sud, depuis le Kamtchatka jusqu'au 35^e parallèle, à travers les îles Kouriles, l'île Yéso et l'île Hondo. Les îles plus méridionales (Sikok et Kiou-Siou) ne possèdent pas d'Épinoches. On est ainsi renseigné avec précision sur la limite Sud de l'habitat de ces poissons.

Au Japon comme en Europe, l'existence des Épinoches se passe en eau douce et en eau salée. Lacs, ruisseaux, estuaires, lagunes littorales, baies abritées leur conviennent également. Il y en a par exemple dans les baies de Tokio et de Sagami, sur la côte orientale; à Ishikawa, sur le littoral de la mer du Japon; et dans les rivières affluentes du lac Biwa, aux environs d'Osaka. Cette diversité de Stations est bien caractéristique du genre *Gasterosteus*.

§ 6. Distribution géographique en Amérique du Nord. — La liaison entre l'Asie et l'Amérique du Nord se fait par le détroit de Béring (Grantley harbor, Port Clarence) et par

les îles Aléoutiennes (îles Kyska, Amchitka, Unalashka, Shumagin). Jusqu'au centre de la mer de Bering, plusieurs îles possèdent aussi des Épinoches (îles Saint-Paul, Pribylow, etc.).

Si l'on se souvient que par le Groenland, l'Islande et l'archipel des Faroë, les Épinoches américaines ont déjà des rapports avec celles d'Europe, on voit que leur habitat encercle complètement l'océan Glacial arctique et s'étend de là vers le Sud sous forme d'apophyses étirées jusqu'au 35° ou au 40° de latitude septentrionale.

Je vais maintenant mieux définir l'aire de répartition géographique du genre *Gasterosteus* en Amérique du Nord. Il faut distinguer les Épinoches du versant Pacifique de celles du versant Atlantique (fig. 3, p. 64).

1° Épinoches du versant Pacifique. — Les auteurs consultés sont : GIRARD (1856), JORDAN (1878), BEAN (1879), JORDAN et GILBERT (1880), JORDAN et JOUY (1881), BEAN (1881), JORDAN et GILBERT (1882), TEMPLETON (1883), SMITH (1883), BEAN (1883), JORDAN (1885), EIGENMANN (1886), RUTTER (1896), BEAN (1896), JORDAN et EVERMANN (1896), JORDAN et GILBERT (1899), REGAN (1909).

Les Épinoches du versant Pacifique de l'Amérique du Nord sont nécessairement localisées entre la côte et les montagnes Rocheuses. Elles ne pénètrent pas à plus de 600 ou de 700 kilomètres dans l'intérieur des terres. Par contre elles pullulent sur le littoral, depuis l'Alaska jusqu'en Californie. Étant donnée leur extension en latitude sur des milliers de kilomètres, on conçoit qu'elles puissent varier suffisamment dans leur aspect pour avoir donné lieu à un grand nombre de désignations spécifiques. Les auteurs américains les nomment *Gasterosteus cataphractus*, *G. intermedius*, *G. serratus*, *G. williamsoni*, *G. microcephalus*, *G. plebeius*, *G. inopinatus*, *G. pugetti*, *G. santæ-annæ*, etc. Je montrerai dans un chapitre ultérieur que toutes ces soi-disant espèces ne sont que des formes locales de l'espèce linnéenne *G. aculeatus*. L'excellent travail de RUTTER sur les Épinoches californiennes me sera un appui très solide au cours de cette démonstration.

Il importe de savoir quelles sont les Stations les plus méridionales du genre *Gasterosteus* en Amérique du Nord. D'après RUTTER, ce seraient, pour le versant Pacifique, San-Mateo (33°20') et le Rio Salado (33°30'). Le Rio Salado est un sous-affluent du Rio Colorado et se trouve dans l'État d'Arizona. Cependant SMITH a trouvé des Épinoches encore plus au Sud, dans le Rio Tia Juana, qui est juste à la frontière mexicaine, par 32°32' de latitude Nord.

2° Épinoches du versant Atlantique. — Les auteurs consultés sont : SHAW (1803), MITCHILL (1815), STORER (1839, 1846), AYRES (1842), DEKAY (1842), PUTNAM (1855), STORER (1857), GILL (1861), PUTNAM (1863, 1866), REEKS (1871), JORDAN (1878), GOODE (1879), BEAN (1879, 1881), STEARNS (1883), JORDAN et GILBERT (1883), EIGENMANN (1886), JORDAN (1888). CUVIER et VALENCIENNES (1829), puis SAUVAGE (1874), ont eux-mêmes décrit des Épinoches américains appartenant aux Collections du Muséum de Paris.

Les Épinoches du versant Atlantique des États-Unis ont reçu plusieurs désignations : *Gasterosteus aculeatus*, *G. niger*, *G. noveboracensis*, *G. biaculeatus*, *G. atkinsii*, *G. loricatus*, *G. suppositus*, *G. bispinosus*, *G. gladiunculus*, etc. Toutes, bien entendu, appartiennent à la même espèce dont elles ne sont que des formes locales, si même elles sont distinctes les unes des autres, comme j'aurai à le discuter à la fin de ce travail.

On a peu de renseignements sur les Épinoches canadiennes. BEAN (1881) en a décrit de l'embouchure de Nelson River, dans la baie d'Hudson. STEARNS (1883) et JORDAN et EVERMANN (1896) les disent abondantes sur la côte du Labrador. Il y en a, d'autre part, à Québec, dans le Nouveau-Brunswick et en Nouvelle-Écosse, jusqu'au cap Breton.

Les Épinoches de Terre-Neuve, bien connues depuis Cuvier, ont fourni les types de *Gasterosteus niger*, *G. loricatus* et *G. biaculeatus*.

De nombreux ichthyologistes se sont occupés des Épinoches du Maine, du Massachusetts et de l'État de New-York. Durant une campagne du « Grampus », en 1895, KENDALL a pêché de grandes quantités de ces poissons sur la côte du Maine. Aux environs de New-York, les Épinoches vivent en eau salée et en eau douce. Elles remontent dans Hudson River, jusqu'à Albany, à plus de 200 km. de l'embouchure.

Quelle est la limite méridionale de l'extension du genre *Gasterosteus* sur le versant Atlantique des États-Unis? Ce doit être le cap Hatteras (35°15'), si l'on en croit GOODE (1879). Il n'y a pas d'Épinoches dans le Texas, bien que SAUVAGE (1874), probablement induit en erreur par une confusion d'étiquettes dans les collections du Muséum de Paris, ait cru devoir créer une nouvelle espèce sous le nom de *Gasterosteus texanus*.

Une autre question se pose, celle de savoir jusqu'où les Épinoches du genre *Gasterosteus* pénètrent à l'intérieur du continent américain. Elles ne sont pas arrêtées par des montagnes côtières comme sur le versant Pacifique. Cependant elles ne paraissent pas avoir gagné le bassin du Mississipi. Je fonde mon opinion sur ce fait que les auteurs qui ont établi des catalogues de poissons pour les États du Centre des États-Unis (Illinois, Wisconsin, Ohio) parlent tous des Épinoches du genre *Eucalia*, nullement des *Gasterosteus*. Les *Eucalia*, Épinoches essentiellement dulçaquicoles, ont-elles évincé les *Gasterosteus* des régions énumérées ci-dessus? Ou bien les *Gasterosteus*, immigrants venus du littoral, se sont-ils spontanément localisés dans la zone côtière? Il est impossible d'acquiescer à une certitude à cet égard. Je ferai cependant remarquer qu'aucune Station de *Gasterosteus*, pas plus en Amérique qu'en Asie ni qu'en Europe, n'a été signalée, jusqu'ici, à plus de 700 kilomètres de la mer. Par exemple, dans le bassin du Rhin, Bâle est à 700 km. de l'embouchure; dans le bassin du Rhône, Sierre est aussi à 700 km. de la côte méditerranéenne; dans le bassin de la Loire, Ennezat (Puy-de-Dôme) est à 650 kilomètres de l'océan Atlantique. L'Europe ne doit peut-être qu'à sa faible superficie le fait de posséder des Épinoches jusque dans ses parties centrales. L'Amérique du Nord, beaucoup plus étendue, n'en aurait que sur ses côtes.

§ 7. **Considérations générales sur l'habitat du genre *Gasterosteus*.** — Le moment est venu de résumer toutes nos connaissances acquises sur la distribution géographique du genre *Gasterosteus* et de tracer sur le globe terrestre les limites extrêmes de son habitat.

La limite septentrionale est jalonnée par le cap Nord (71°), le détroit de Bering et le Groenland (70°). Il est fort possible que les Épinoches s'étendent encore au delà et soient rencontrées un jour au Spitzberg ou dans les îles de la Nouvelle Sibérie.

La limite méridionale, plus facile à préciser, passe par les points suivants : en Amérique du Nord, le Rio Tia Juana (32°32'), le Rio Salado (33°30') et le cap Hatteras (35°15'); en Afrique, Alger (36°43'); en Europe, Cadix (36°40'), Cagliari (39°15'), la Calabre (39°), la Crimée (45°); au Japon, le lac Biwa (35°10'). C'est donc approximativement le 35^e parallèle, avec une légère inflexion en Californie et un relèvement un peu considérable au Nord de l'Asie Mineure.

Il y a le plus grand intérêt à constater que cette limite, ainsi tracée *grosso modo*, coïncide pourtant d'une façon étonnante avec la séparation des deux zones ichthyologiques Nord et Équatoriale établies par GÜNTHER (1880) pour l'ensemble des poissons d'eau douce. Elle suit également, à la surface du globe, la ligne des grands déserts : Mexique, Sahara, Arabie Pétrée, Tibet, qui ont dû être depuis fort longtemps un obstacle au mélange des faunes d'eau douce équatoriale et septentrionale.

Ainsi le genre Gasterosteus s'étend à peu près du 70° au 35° de latitude Nord. Dans ces limites, il fréquente les eaux salées du littoral de l'Europe, de l'Amérique et de l'Asie. Il pénètre aussi dans les bassins fluviaux et remonte le cours des rivières jusqu'à environ 700 km. de la côte. On peut à peine le considérer comme faisant partie de la faune ichthyologique africaine. Dans chacune des parties de son habitat, le genre Gasterosteus est absent des régions montagneuses et des pénéplaines. Il fréquente surtout les eaux calmes et herbeuses des contrées de faible altitude. Sa répartition géographique dans les îles de l'océan Atlantique et de la Méditerranée permet de faire remonter son apparition, dans les temps géologiques, à l'époque Nummulitique ou à la fin du Crétacé.

CHAPITRE II

Bionomie du genre *Gasterosteus*

§ 1. **Préliminaires.** — Dans ce chapitre qui traite de la bionomie des Épinoches, c'est-à-dire des lois générales de leur existence et de leur comportement, je me suis trouvé parcourir des chemins déjà fréquentés par de nombreux naturalistes. C'est pourquoi, dans le but de situer exactement les résultats de mes propres recherches parmi les faits déjà connus, j'ai dû extraire au préalable de ceux-ci la partie la plus substantielle et la moins sujette à caution. Je ne me suis pas astreint à un exposé historique qui m'eût entraîné beaucoup trop loin.

Connaissant la distribution géographique des Épinoches, il importe de préciser les caractères de leurs différents habitats. Température, salinité, régime alimentaire varient beaucoup des uns aux autres. Je montrerai que les Épinoches sont eurythermes, euryhalines et douées d'un rhéotropisme négatif qui les conduit à fréquenter exclusivement les endroits calmes des rivières. Leur résistance si remarquable aux changements de salinité ne pourra être passée sous silence. De même leurs mœurs nidificatrices feront l'objet d'un petit paragraphe. L'étude de la proportion des sexes dans les diverses populations que j'ai étudiées me conduira à confirmer la polygamie des Épinoches, déjà soupçonnée par plusieurs auteurs. Je montrerai aussi que l'époque de la fraie est nettement influencée par la température. Au contraire, le nombre et la grosseur des œufs paraissent indépendants de ce même facteur. Enfin j'attache beaucoup d'importance à la méthode statistique pour élucider le problème si débattu de la durée de la vie et du cycle vital des Épinoches.

§ 2. **Euryhalinité des Épinoches.** — Les Épinoches vivent en eau marine, en eau saumâtre (estuaires, lagunes et étangs littoraux, mares des terrains salifères) et en eau douce.

A) **Stations d'eau marine.** — DONOVAN (1802) et SCHLEGEL (1869) signalent des Épinoches capturées en mer avec des harengs et des sprats. MÖBIUS et HEINCKE (1883) disent

aussi qu'on les pêche au large de Kiel, en compagnie de jeunes harengs, de jeunes sprats et de lançons, et que le tout, appelé whitebait (blanchaille), est utilisé comme appât.

Ma station 22 est d'eau marine. Les Épinoches proviennent des pêcheries fixes alignées dans la baie du Mont Saint-Michel, à 4 kilomètres de la côte, au large de Cancale, Saint-Benoît, Hirel, le Vivier et Pontorson. Dans la liste des poissons qu'on y capture, et qui ne renferme pas moins d'une quarantaine de noms, je relève les espèces suivantes, plus particulièrement abondantes et connues : *Acanthias vulgaris*, *Raja clavata*, *Trygon vulgaris*, *Clupea harengus*, *C. sprattus*, *C. pilchardus*, *Engraulis encrassicholus*, *Scomber scombrus*, *Gadus luscus*, *G. merlangus*, *Trachinus vipera*. C'est une faune essentiellement marine. Je montrerai toutefois que les Épinoches ne s'y mêlent que temporairement et passent une partie de leur vie en eau saumâtre.

B) Stations d'eau saumâtre. — Rien de plus diverses que ces Stations. Non seulement la concentration saline (exprimée en grammes de chlorures par litre, en degrés Baumé ou en Δ), mais aussi la nature chimique des sels dissous et les fluctuations de la salinité ne sont pas les mêmes en chaque endroit.

1° Concentration saline. — La teneur en sels de la mer Baltique décroît de l'Ouest vers l'Est. Au phare de Kjelds Nor (Stat. 5), dans un des chenaux danois, les Épinoches que j'ai pu étudier sont soumises à une concentration de 12 ‰. J'ai aussi des poissons de l'entrée de Roskilde fjord (Stat. 3) et du fond de ce même fjord (Stat. 4). Les salinités moyennes aux deux points sont 20 ‰ et 12 ‰. Lorsque j'ai fait mes observations à Roscoff (Stat. 20) en septembre 1921, au Teich (Stat. 40) en août 1923, à Angoulins-sur-Mer (Stat. 34) et à Saint-Laurent-de-la-Prée (Stat. 35) en août 1924, les quantités de Na Cl, déterminées par le dosage au nitrate d'argent, étaient respectivement : 9 ‰, 14 ‰, 34 ‰ et 16 ‰.

Dans les mares salées de Lorraine étudiées par FLORENTIN (1899), les Épinoches vivent dans des eaux qui contiennent de 17 ‰ à 30 ‰ de chlorure. Des pontes ont été vues dans une mare à 20 ‰. Les Épinoches que j'ai reçues de Dieuze (Stat. 17) proviennent d'une petite mare alimentée par les eaux qui sortent au pied d'une butte de résidus de saline. Cette butte, longtemps lavée par la pluie, n'abandonne plus à l'heure actuelle qu'une minime quantité de Na Cl.

Ainsi la concentration de l'eau saumâtre est excessivement variable, depuis les Stations où elle approche de celle de l'eau de mer (35 ‰), jusqu'à celles où la salinité s'abaisse au voisinage de zéro;

2° Nature chimique des sels dissous. — L'eau de mer est une solution complexe de chlorures, de sulfates, de bromures, d'iodures et de plusieurs autres sels. Il en est de même, par conséquent, de l'eau saumâtre des estuaires et des lagunes littorales.

Au contraire, les mares des terrains salifères (mares de Lorraine) renferment à peu près exclusivement du chlorure de sodium. Elles sont dépourvues de $Mg Cl^2$, de $Ca Cl^2$, de $Mg SO^4$ et ne contiennent ni brome, ni iode.

Cette différence avec l'eau saumâtre littorale a certainement une grande importance pour la vie des Épinoches. C'est ce qui résulte des travaux de SIEDLECKI (1903) et de GUEYLARD (1924).

Opérant sur les Épinoches du Wimereux (Pas-de-Calais), SIEDLECKI a établi que le minimum de concentration mortelle varie avec la nature du sel employé. Le chlorure de potassium est le plus nocif; puis viennent, dans l'ordre de nocivité décroissante, le chlorure de sodium, le sulfate de soude, le sulfate de magnésium, etc.

Les recherches de GUEYLARD, effectuées à Paris, sur des Épinoches d'eau douce, conduisent aussi à admettre une action spécifique de certains sels. A salinité égale (même Δ), l'eau de mer est moins toxique que l'eau douce additionnée de Na Cl et surtout que l'eau distillée additionnée de ce chlorure. Les travaux de Lœb avaient déjà montré les antagonismes et les équilibres entre les composants de l'eau de mer. Un sel nuisible, quand il est seul, peut l'être moins en compagnie d'un autre sel qui neutralise partiellement son action.

Dans le même ordre d'idées, la toxicité d'un milieu dépend aussi de sa réaction acide ou alcaline. Un excès dans un sens ou dans l'autre altère les téguments du poisson : l'Épinoche absorbe alors par osmose une grande quantité d'eau et s'imbibe comme une éponge;

3° *Fluctuations de la salinité.* — Les fluctuations quotidiennes ou saisonnières de la salinité sur le littoral paraissent jouer un assez grand rôle dans la vie des êtres. La salinité varie pour plusieurs causes. Quotidiennement, les hautes mers et les basses mers font prédominer à tour de rôle l'apport d'eau salée ou l'apport d'eau douce dans les estuaires et les lagunes de la côte. D'autre part, la quantité d'eau douce qui s'y déverse est plus considérable après une période de pluie que par temps sec. La salinité est plus forte en été qu'en hiver.

Parlant de l'étang de Thau, SUDRY (1910) constate que « d'une année à l'autre, dans le cours d'une même année suivant la saison, pendant l'espace de quelques heures en cas de pluie, la densité subit des variations considérables ». De même GOURRET (1897) dit que la salure de l'étang de Palavas varie de 25 Baumé l'hiver à 42 l'été, surtout pendant les années sèches et par les vents d'Est. Il arrive même qu'une évaporation intense fasse monter la concentration à 10°. Alors « mollusques, crustacés et poissons périssent en nombre incalculable... et on trouve sur les bords une accumulation énorme de *Cardium*... d'Épinoches, d'Athérines, etc. ».

A Roscoff (Stat. 20), tandis que l'eau de mer a une salinité à peu près constante de 34°/100 ($\Delta = -2.06$), l'eau saumâtre où vivent les Épinoches possède une concentration très variable. J'ai mesuré à la fin du mois d'août, à mer haute, un abaissement du point de congélation $\Delta = -0.54$, ce qui correspond à une salinité de 9°/100. Or, au mois de septembre, à l'époque des grandes marées équinoxiales, GUEYLARD (1924) trouve $\Delta = -0.65$ et $\Delta = -0.70$, c'est-à-dire une teneur en chlorures s'élevant à 11 et 12°/100.

Très souvent les fluctuations de la salinité sont atténuées ou modifiées par des systèmes de vannes qui séparent l'eau saumâtre de la mer et ne s'ouvrent qu'à certaines époques de l'année. Il y a de telles vannes à Roscoff (Stat. 20), à Argoulins (Stat. 34), à Saint-Laurent-de-la-Prée (Stat. 35) et au Teich (Stat. 40). Les figures 18 et 19 montrent assez nettement la disposition des lieux aux stations 34 et 35 que j'ai visitées en août 1924. A Saint-Laurent-de-la-Prée, les vannes ont pour but de ménager l'irrigation des prés salés sur les bords de la Charente. On ne lève ces vannes qu'une fois par mois, le jour de la plus forte marée.

Toutes les Stations d'eau saumâtre du littoral sont caractérisées par une faune spéciale où dominent : *Pleuronectes platessa*, *Anguilla vulgaris*, *Palæmon serratus*, *Palæmonetes varians*, *Corophium grossimanus*, etc.

C) **Stations d'eau douce.** — Ces Stations d'Épinoches sont les plus communes. Ce sont des rivières, des lacs, des étangs, des mares et même de simples fossés. D'ailleurs leur seul caractère commun est l'absence en elles des chlorures et autres sels de l'eau de mer.

Tels sont, considérés jusqu'ici au seul point de vue de la salinité, les divers habitats des Épinoches. Or on a reconnu que ces poissons passent quelquefois d'un milieu à un autre au

cours de leur existence individuelle et accomplissent de la sorte des *migrations amphibiologiques*.

EKSTRÖM (1835) dit que les Épinoches de la mer Baltique remontent en rivière pour frayer. REGAN (1911) confirme la chose par une observation qu'il fit, en avril 1909, à Whittlesey, comté de Cambridge (Angleterre). Enfin MEEK (1916) n'hésite pas à traiter des Épi-



FIG. 18. — Station 34, Angoulins-sur-Mer. — Vue de l'ancienne saline, transformée en huîtrière, où ont été capturées les Épinoches. Celles-ci se trouvaient au pied de la digue (au fond) qui sépare l'huîtrière de la mer.

noches dans son livre intitulé « *The Migrations of Fish* ». D'après cet auteur, « les migrations saisonnières des Épinoches sont réduites à un mouvement vers la côte (inshore) durant l'été et vers le large (offshore) durant l'hiver ». Celles qui tendent vers la côte et les rivières littorales préludent à la reproduction qui ne peut avoir lieu, en effet, qu'en eaux calmes et herbeuses. Ce sont des *migrations anadromes* et, plus exactement, *potamotoques*, de ποταμός, rivière et πόνος, enfantement (ponte). Au contraire, celles qui ont lieu vers le large, au début de l'hiver, conduisent sans doute les Épinoches vers des retraites profondes et abritées où elles s'entassent en grand nombre. Cette dernière remarque est suggérée par SMITT (1895).

Mes observations personnelles sur les migrations des Épinoches se limitent au cas de la baie du Mont Saint-Michel (Stat. 22). Les exemplaires que je possède ont été capturés en pleine mer, d'octobre 1923 à mai 1924. A partir de cette dernière date, il n'en a plus été pris dans les pêcheries fixes de la baie. Mais les rivières de la côte, qui se déversent dans la baie entre Saint-Méloir et Pontorson, étaient encore en juillet le siège d'une grande activité reproductrice. Je suppose que les Épinoches, franchement marines pendant l'hiver, s'étaient ensuite rassemblées en eau saumâtre pour frayer. Cela concorde du reste avec une observation très importante de GUEYLARD (1924) : les Épinoches sont plus sensibles aux excès de concentration saline, du mois d'avril au mois d'août, que du mois de septembre au mois de mars.

Il résulte de tout ce qui précède que : 1° les Épinoches vivent dans des milieux de salinités très diverses ; 2° elles supportent sans dommage des fluctuations assez considérables de la concentration saline en chaque lieu ; 3° elles accomplissent sur le littoral des migrations amphibiologiques, avec passage de l'eau de mer à l'eau saumâtre et vice versa.

Ces trois points établissent amplement que les *Épinoches* sont euryhalines. Traitant le même sujet par la méthode expérimentale, un grand nombre d'auteurs et tout particulièrement GUEYLARD (1924) sont arrivés à une conclusion identique.

Pour une concentration saline de 10 à 15 ‰, obtenue en diluant de l'eau de mer avec de l'eau de source, les Cyprinidés survivent une huitaine de jours, les Perches dix jours, tandis



FIG. 19. — Station 35, Saint-Laurent-de-la-Pree. — On voit la digue au pied de laquelle ont été prises les *Épinoches*. En arrière se trouve la Charente, dont un des disques pour la navigation est visible à droite de la digue.

que les *Épinoches* continuent à vivre aussi bien qu'en eau douce. Or il s'agit, dans les expériences de GUEYLARD, d'*Épinoches* provenant d'une rivière et n'ayant jamais fréquenté les eaux saumâtres du littoral. On ne peut donc parler d'une adaptation individuelle. Il reste deux hypothèses : ou bien celle d'une adaptation ancestrale, ou bien celle d'une préadaptation. Je reviendrai plus tard sur ce sujet.

Quand on transporte brusquement un poisson ordinaire d'un milieu à un autre de salinité différente, le changement de pression osmotique entraîne une variation de poids de l'être vivant. L'*Épinoche* se comporte d'une autre manière. Mise brusquement dans un milieu plus concentré, son poids diminue pendant la première heure puis revient à sa valeur primitive. Il y a donc entrée en jeu d'un mécanisme spécial grâce auquel l'*Épinoche* réagit vis-à-vis du milieu. Ses liquides internes (sang, lymphe, bile, etc.) conservent aussi une salinité constante.

GUEYLARD a fait entrevoir la nature intime du mécanisme autorégulateur. Il s'agit d'une surproduction de cholestérine par la rate. La cholestérine, se répandant dans tout le corps, spécialement dans les branchies et les téguments, forme éponge, d'où absorption d'eau compensant la perte subie dans la première heure de l'expérience.

Les *Épinoches* ne sont pas les seuls poissons euryhalins. On connaît les migrations amphibiotiques des Saumons, des Aloses et des Anguilles. Les Truites elles-mêmes sont euryhalines. Du moins peut-on les répartir en Truites d'eau douce et Truites marines. Ces dernières passent la majeure partie de leur existence en eau salée, puis reviennent pondre en eau douce, leur milieu natal. Les Truites offrent ainsi l'exemple d'une espèce (*Salmo fario*) où

les migrations amphibiotiques et potamotoques sont facultatives. C'est un cas fort analogue à celui des Épinoches.

§ 3. **Eurythermie et Rhéotropisme négatif des Épinoches.** — L'eurythermie des Épinoches se présente dans les mêmes conditions que leur euryhalinité : 1^o les *Epinoches* vivent dans des milieux de températures très différentes ; 2^o elles supportent des fluctuations assez considérables de température en chaque lieu.

On se souvient que les Épinoches vivent depuis l'Islande, le Groenland et l'Alaska jusqu'aux parties les plus chaudes de l'Europe et de l'Amérique du Nord. Il y en a même en Algérie. Leur domaine va du 71^o au 35^o de latitude Nord.

En France, les températures extrêmes qui m'aient été signalées pour les Stations à Épinoches sont 0^o et 18^o C. La température de surface du lac Pavin (Puy-de-Dôme) varie de 0^o à 16^o. On trouve les Épinoches en aussi grande abondance dans les eaux froides à Salmonidés que dans les eaux tièdes à Cyprinidés.

J'ai relevé à Roscoff (Stat. 20), après plusieurs jours de chaleur, au même moment et à quelques mètres de distance, les températures que voici : 18^o5, 19^o et 24^o C. Ces différences s'expliquent par la profondeur de l'eau et l'exposition aux rayons solaires, qui ne sont pas les mêmes dans toutes les parties du ruisseau d'eau saumâtre. Cependant les Épinoches voyagent par bandes dans toute son étendue.

Au Teich (Stat. 40), le lit de la Leyre se vide presque entièrement à marée basse. Pourtant des flaques d'eau saumâtre sont laissées par le reflux, à droite et à gauche de la partie axiale profonde où continue à se faire l'écoulement de l'eau douce. Étant données leur faible capacité et leur stagnation, ces flaques ont une température très variable et différente de l'une à l'autre. Cependant les Épinoches y habitent.

Prises à 10 h. 30 et à 11 heures (heure vraie), le 26 août 1923, les températures de deux flaques très voisines ont été les suivantes : première flaque, 21^o3 à 10 h. 30, 22^o à 11 heures ; seconde flaque, 23^o5 à 10 h. 30, 25^o à 11 heures. Ces chiffres expriment une différence de température de 2 à 3^o entre les deux flaques au même moment et, d'autre part, une différence allant de 0^o7 à 1^o5 entre les températures de l'une ou l'autre flaque à une demi-heure d'intervalle. On conçoit qu'en été, pendant toute la durée d'une basse mer, les Épinoches du Teich soient amenées à subir d'assez grands écarts de température.

Par opposition aux flaques dont il vient de s'agir, la température de l'eau courante, dans l'axe du lit, s'éloigne peu de 21^o. Or il n'y a pas d'Épinoches dans cette eau courante. Cela m'amène à parler du *rhéotropisme négatif* de ces poissons.

Ils ne fréquentent d'ordinaire que les eaux calmes et ne peuvent se maintenir dans les remous, ni surtout y nidifier. La construction du nid exige, d'autre part, des herbes aquatiques qui ne végètent qu'en eau peu agitée.

MM. les Conservateurs et Inspecteurs des Eaux et Forêts m'ont envoyé des réponses très précises sur les conditions de vie des Épinoches en France. Les expressions qu'ils emploient le plus volontiers sont : eaux peu profondes, — en rivières, sur les bords calmes, — aux endroits des rives où le courant est ralenti ou nul, — eau dormante, — eau presque morte, — eau renfermant une végétation abondante et variée, etc.

J'ai attribué (p. 25) à la rapidité du courant et à l'absence de végétation le fait que les Épinoches font défaut aux régions montagneuses. Ni la température, ni la nature chimique des eaux ne seraient des explications plausibles du même phénomène.

En règle générale, dans un bassin fluvial, les Épinoches se trouvent plutôt dans les affluents et sous-affluents que dans la rivière principale. C'est ainsi qu'elles sont rares dans la Somme; plus communes dans la Trie, le Drucat, le Scardon et l'Ancrè. Pour le département de la Côte-d'Or, les Épinoches ne me sont signalées ni dans la Seine, ni dans la Saône, ni dans le canal de Bourgogne. On en trouve par contre dans l'Ource, sous-affluent de la Seine, dans l'Ouche, la Norges, la Vingeanne, affluents de la Saône, et « en général dans les petits ruisseaux ». Pour l'arrondissement de Compiègne, l'Aisne et l'Oise paraissent pauvres en Épinoches, tandis que leurs affluents (Aronde, Autonne) en possèdent davantage. Je pourrais multiplier les exemples de cette sorte.

Il se dégage encore des nombreuses lettres reçues que les Épinoches sont plutôt rares en étangs et préfèrent l'eau limpide des rivières à l'eau stagnante. Par contre, la nature du fond, qu'il soit rocheux, caillouteux, graveleux, sableux ou vaseux, n'influe d'aucune manière sur leur distribution.

§ 4. **Nourriture des Épinoches.** — Quelques auteurs ont écrit sur cette question : SAUNDERS (1914) pour les Épinoches des États-Unis et BLEGVAD (1916) pour celles des eaux danoises. Il résulte de leurs recherches que les Épinoches, sans dédaigner à l'occasion une nourriture végétale, ont un régime alimentaire surtout composé de proies animales vivantes, et que leur voracité, confinant parfois au cannibalisme, les place au rang des animaux nuisibles.

L'examen du contenu stomacal montre que leurs proies habituelles appartiennent aux groupes zoologiques suivants :

1^o *Crustacés.* — Tous les Crustacés de petite taille (Copépodes, Daphnies, *Gammarus*, *Asellus*, *Mysis*, *Corophium*, etc.) et les larves de Crustacés. GOLDSMITH (1915) a nourri ses Épinoches, en aquarium, au moyen de *Mysis*. Pendant le mois d'août 1921, les Épinoches de Roscoff (Stat. 20) faisaient une grande consommation de *Corophium grossimanus*. Dans un fjord du Danemark (Isefjord), BLEGVAD trouve que le contenu stomacal des Épinoches renferme en moyenne 80 % de Crustacés. C'est donc l'aliment principal.

2^o *Insectes et leurs larves.* — En aquarium d'eau douce, la nourriture des Épinoches se compose de vers de vase (larves de *Chironomus*) et de vers de mousse (*Enchytræus*);

3^o *Vers et leurs larves ;*

4^o *Œufs et alevins de poissons.* — Un mâle que j'ai pris au voisinage de son nid, en mai 1924, dans l'étang de Montfermeil (Stat. 16), avait dans son estomac 32 œufs entiers, une bouillie d'autres œufs et quelques débris d'insectes. Une grosse femelle que l'on m'a envoyée de Valence (Stat. 38) avait en partie avalé une jeune Épinoche (1).

Les Épinoches intéressent les pisciculteurs en ce sens qu'elles détruisent le frai et les alevins des autres poissons.

Un Fermier de pêche du Nord de la France m'écrit : « Je possède un petit étang d'eau vive, plein d'Épinoches, et dans lequel j'ai mis des gardons, des tanches, des barbillons, des brochets, des perches, etc. Or jamais, depuis 30 ans, aucun alevin de ces espèces n'est apparu dans l'étang. »

Un Pisciculteur de Nogent-le-Rotrou dit que les Épinoches pullulent dans les canalisations de ses étangs à truites. « Depuis 20 ans je ne cesse de les détruire à cause des dégâts qu'elles occasionnent dans mes alevins et chez mes reproducteurs qui sont souvent étranglés par leurs épines. »

(1) Cet exemplaire fait actuellement partie des Collections du Muséum de Paris (n° 25-125).

Enfin je citerai ce fragment d'une lettre de M. l'Inspecteur des Eaux et Forêts des Ponts-de-Cé (Maine-et-Loire) : « Plusieurs ruisseaux dans lesquels je poursuis des essais d'élevage du saumon sont infestés de ces véritables petits requins d'eau douce qui me dévorent mes alevins. J'en attrape bon nombre lorsque je pratique des pêches de recherche sur les alevins qu'elles ont bien voulu ne pas ergloutir. »

Si l'alimentation carnée domine chez les Épinoches, il n'en est pas moins vrai qu'une nourriture végétale peut être acceptée dans certaines circonstances. Telle est l'opinion de SAUNDERS (1914). Cet auteur signale une consommation accessoire ou parfois exclusive de grains de pollen, d'oscillaires et de diatomées. Il prétend que, dans un étang déterminé, le régime alimentaire change avec l'âge des Épinoches. On peut trouver, par exemple, tous les jeunes avec des larves d'insectes dans leur estomac et tous les adultes avec des diatomées.

§ 5. **Époque de la reproduction.** — Les renseignements sur ce sujet sont parfois contradictoires. On ne peut obtenir quelque certitude qu'en les confrontant les uns avec les autres.

La période de maturité sexuelle, de nidification et de ponte a une durée moyenne de 3 ou 4 mois. Il importe surtout de considérer sa date initiale en chaque lieu et de montrer que cette date est fonction de la température.

Auteurs consultés. — Pour la **Scandinavie** : EKSTRÖM (1835) et SMITT (1895); — pour le **Groenland** : FABRICIUS (1780); — pour les **Iles Britanniques** : DONOVAN (1802), PARNELL (1838), FLEMING (1842) et KINAHAN (1852); — pour l'**Allemagne** : BLOCH (1783), SIEMSEN (1794), MÖBIUS et HEINCKE (1883); — pour l'**Autriche** : HECKEL et KNER (1858); — pour la **Suisse** : FATIO (1883).

Au sujet des Épinoches françaises, CUVIER et VALENCIENNES (1829) commettent une erreur en indiquant pour la reproduction les mois de juillet et août. Tous les renseignements envoyés par l'Administration des Eaux et Forêts et mes propres observations contredisent cette donnée.

Je n'ai rien pu savoir sur les Épinoches d'Italie, d'Espagne et d'Algérie.

Sans tenir compte de quelques aberrations locales, d'ailleurs faciles à expliquer, *le début de la maturité sexuelle est d'autant plus tardif que l'Épinoche est plus septentrionale.* C'est ce qu'indique le Tableau ci-dessous.

PAYS	LATITUDES EXTRÊMES	DÉBUT DE LA PÉRIODE REPRODUCTRICE
Groenland, Scandinavie	70°—60°	Juin-juillet
Sud de la Scandinavie, Danemark	60° 55°	Juin
Iles Britanniques, Nord de l'Allemagne	55° 50°	Mai-juin
Allemagne, Autriche, Belgique, France	50°—43°	Avril-mai
Italie, Espagne	43°—35°	Mars-avril (?)

En traitant (p. 57) du cycle vital des Épinoches, je montrerai qu'au mois de novembre, les spécimens du Danemark (Stat. 4) sont à peu près au même état de développement que

les Épinoches françaises aux mois de septembre et d'octobre. Le décalage de un à deux mois dans les dates de maturité sexuelle et de ponte se retrouve, par conséquent, pendant tout le cours de l'existence de ces poissons.

J'ai dit qu'il peut y avoir en apparence des aberrations dans les dates de reproduction des Épinoches. En voici un exemple très net. Deux ruisseaux des environs de Carpentras (Vaucluse), la Sorgue et l'Ouvèze, n'ont pas la même température moyenne. Or les Épinoches ne s'y reproduisent pas à la même époque :

RIVIÈRE	TEMPÉRATURE MOYENNE	REPRODUCTION DES ÉPINOCHES
Sorgue	14° C.	Mai-juin
Ouvèze	18° C.	Avril-mai

§ 6. **Nidification des Épinoches.** — Je serai très bref sur les mœurs nidificatrices des Épinoches. Leur exposé a été fait notamment par BLANCHARD (1866) et par BREHM, dans ses *Merveilles de la Nature* (traduction française par SAUVAGE).

J'ai pu observer moi-même la construction du nid à l'étang de Montfermeil (Stat. 16). Voici un extrait de mes notes :

14 mai 1924. — Beau temps, chaud et sans nuages. — Les É. sont en période de nidification. On peut compter 4 ou 5 nids par mètre carré, au bord de l'étang, sous 10 à 30 cm. d'eau. Les nids, enfouis dans le fond de sable et de vase, sont à peine visibles. Cependant on voit l'orifice rond creusé dans la touffe d'herbes et d'algues. Le ♂ se tient à proximité, y enfonce son museau, agite ses pectorales... Il va chercher des morceaux de plantes... se frotte le ventre sur le nid. Il chasse tout autre ♂ qui tente de s'approcher dans un rayon de 50 cm. Parfois une ♀ s'approche du nid et essaie d'y pénétrer, puis s'échappe pour revenir (elle ou une autre) un peu plus tard.

Voici maintenant un résumé des principaux faits se rapportant à la nidification, à la ponte, à l'éclosion et aux soins que le mâle prend de sa couvée :

1° *L'Épinoche fait un nid avec des débris de plantes aquatiques qu'elle enfouit dans la vase;*
 2° *Le constructeur du nid est l'Épinoche mâle.* Ce fait a été établi par COSTE (1846, 1848);
 3° *Le mâle agglutine les matériaux du nid avec une sécrétion visqueuse de ses reins.* COSTE a mis en évidence le rôle de ce « mucus qui suinte par la peau » de l'Épinoche. J'ai ouvert de très nombreuses Épinoches à l'époque de la fraie; l'abdomen des mâles contenait toujours un liquide visqueux et leurs reins étaient épais, sporadiques, à substance vermiculée. COURRIER (1921, 1922) a montré que la sécrétion muqueuse des cellules rénales est un caractère sexuel secondaire qui dépend, comme la coloration du corps, de la glande interstitielle des testicules. Cependant aucune étude histologique n'a été faite des modifications qui se produisent à l'intérieur des reins pour aboutir à cette sécrétion. Il doit y avoir analogie avec ce que les travaux de PRINCE et de MÖBIUS (1885) nous apprendront au sujet des reins de l'Épinoche de mer (*Spinachia*);

4° *Les Épinoches sont polygames.* — COSTE (1846) l'a constaté. Le mâle qui a construit un nid y attire successivement plusieurs femelles. Après la ponte, le nid renferme plusieurs masses d'œufs bien distinctes. Le nombre total des œufs est de beaucoup supérieur à ce que peut pondre une seule femelle.

Un autre argument en faveur de la polygamie est la prédominance souvent réalisée du nombre des femelles sur celui des mâles ;

5° *Les Épinoches ne se désintéressent pas des œufs une fois pondus et fécondés.* — Le gardien fidèle du nid est toujours un mâle. Son rôle consiste à consolider le nid, à le nettoyer et à le défendre. Il aère les œufs par une rapide et continuelle agitation de ses nageoires pectorales. La surveillance des œufs, qui dure de une à trois semaines, se continue par la surveillance des alevins au cours des premières semaines de leur vie libre.

La nidification est-elle un phénomène absolument général? J'ai trouvé dans la bibliographie quelques indications qui, si elles étaient confirmées, permettraient d'entrevoir une assez grande plasticité de l'instinct nidificateur des Épinoches et une adaptation de leurs mœurs aux conditions locales d'existence.

BLOCH (1801) dit que les Épinoches déposent leurs œufs « sur les herbes aquatiques ». Ne tenons pas compte de cette phrase ambiguë qui désigne peut-être un véritable nid construit avec des herbes. Mais d'autres auteurs sont plus affirmatifs. D'après BENECKE (1881), l'Épinoche ne construit pas toujours un nid; elle pond quelquefois, sur le littoral de Prusse orientale, dans des crevasses de rochers et autres anfractuosités naturelles. MÖBIUS et HEINCKE (1883) ont trouvé des pontes isolées dans les herbiers du port de Kiel; mais jamais de nids : « Nester sind im Kieler Hafen noch nicht gefunden worden. »

Je pense que les recherches à effectuer sur la nidification des Épinoches devront tendre désormais à résoudre les deux problèmes suivants : 1° Les Épinoches construisent-elles toujours un nid; 2° le construisent-elles toujours et partout de la même manière. J'aurai l'occasion de dire plus tard qu'il y a des différences entre les mœurs nidificatrices des Épinoches (*Gasterosteus*), des Épinochettes (*Pygosteus*) et des Épinoches de mer (*Spinachia*). Une éthologie comparée des divers genres et des diverses espèces ne manquerait donc pas d'intérêt.

§ 7. **Proportion des sexes dans les diverses populations d'Épinoches.** — Voici d'abord un Tableau qui indique le pourcentage des mâles et des femelles chez les Épinoches adultes ou presque adultes de plusieurs Stations :

N° de la STATION	NOM DE LA STATION	DATE DE LA CAPTURE DES ÉPINOCHES	NOMBRE D'ÉPINOCHES	POURCENTAGE DES SEXES	
				♂	♀
1	Drobak	Mai 1924	323	35.9	64.2
3	Entrée de Roskilde fjord	Juin 1924	329	17.3	82.7
4	Fond de Roskilde fjord	Novembre 1923	568	23.9	76.1
5	Kjelds Nor	Février 1918	216	19.4	80.6
9	Louvain	Juillet 1924	40	30.0	70.0
13	Saint-Vaast-la-Hougue	Mai 1924	42	26.2	73.8
20	Roscoff	Mai 1924	94	11.7	88.3
22	Baie du Mont-Saint-Michel	Avril 1924	201	52.7	47.3
29	Machecoul	Décembre 1923	94	51.1	48.9
33	Sierre	Avril 1924	409	47.9	52.1
36	Ennezat	Juillet 1923	165	46.1	53.9
—	—	Mai 1924	201	45.3	54.7
37	Angoulême	Avril 1924	130	43.1	56.9
40	Le Teich	Mai 1924	210	44.8	55.2
42	Palavas	Février 1922	207	24.6	75.4
43	Genzano (Rome)	Avril 1924	69	53.6	46.4

On voit que dans trois cas seulement (Stat. 22, 29 et 43) les mâles sont un peu plus nombreux que les femelles. Par contre c'est l'inverse qui se produit en général. Le plus souvent, en effet, ce sont les femelles qui prédominent. Cela est en accord avec la polygamie des Épinoches déjà constatée par ailleurs.

De telles généralités une fois dites, nous nous trouvons en présence des pourcentages les plus divers. C'est ainsi que le nombre des mâles varie de 11,7 % à 53,6 % du total. Est-il possible d'en donner une explication? Peut-on découvrir, parmi les conditions ambiantes, un facteur agissant?

Les Stations du Tableau ci-dessus sont classées dans l'ordre de latitude décroissante. La première se trouve en Norvège, les trois suivantes au Danemark, la quatrième en Belgique et toutes les autres en France, sauf la dernière qui est une Station italienne. Or il apparaît que le pourcentage des mâles est beaucoup plus faible dans le Nord que dans le Sud. Il y a beaucoup moins de mâles que de femelles dans les régions septentrionales et une égalité numérique approximative des sexes dans les régions méridionales. La seule exception est offerte par les Épinoches de Palavas (Stat. 42).

La règle énoncée ci-dessus ressort encore mieux quand on compare le *pourcentage moyen* des sexes : 1^o dans l'ensemble des Stations septentrionales; 2^o dans l'ensemble des Stations méridionales.

NUMÉRO DE LA STATION	LATITUDES EXTRÊMES	NOMBRE D'ÉPINOCHES	POURCENTAGE <i>moyen</i> DES SEXES	
			♂	♀
Stations 1, 3, 4, 5, 9, 13, 20	59° - 48°	1.612	23.5	76.5
Stations 29, 33, 36, 37, 40, 43	47° - 41°	1.278	47.4	52.6

Une influence de la température sur le pourcentage des mâles et des femelles peut s'interpréter de deux manières. Ou bien la température intervient dans la détermination des sexes, à un moment d'ailleurs inconnu de l'ontogénèse et par un mécanisme obscur. Ou bien la température exerce son action, les sexes une fois déterminés, en favorisant l'un d'eux au détriment de l'autre : les mâles, par exemple, étant plus fragiles que les femelles, auraient une mortalité plus considérable. Dans la première hypothèse, le pourcentage des mâles et des femelles serait fixé dès la naissance et désormais invariable. Dans la seconde, au contraire, il changerait d'une façon continue au cours de la croissance des Épinoches; le pourcentage ne serait pas le même chez les jeunes et chez les adultes.

Je vais montrer que cette seconde hypothèse est la bonne.

Soit deux Stations, l'une du Nord (Stat. 20), l'autre du Midi (Stat. 40), d'où j'ai pu me procurer des Épinoches jeunes (au mois d'août) et des Épinoches adultes (au mois de mai). Voici les résultats obtenus :

N ^o de la STATION	NOM DE LA STATION	JEUNES (Mois d'août)		ADULTES (Mois de mai)	
		♂	♀	♂	♀
20	Roscoff	48.2 (1)	51.8	11.7	88.3
40	Le Teich	45.6	54.4	14.8	55.2

(1) Moyenne des mois d'août 1921 et 1924.

Ainsi les bandes de jeunes Épinoches, quelle que soit la latitude de la Station considérée, renferment à peu près le même nombre de mâles que de femelles. Puis ce pourcentage à parties égales se maintient toute la vie chez les Épinoches du Sud, tandis qu'il se modifie progressivement, par disparition d'un grand nombre de mâles, dans les Stations septentrionales.

L'égalité numérique approximative des sexes au moment de la naissance est un fait à peu près général chez tous les animaux (mises à part les espèces parthénogénétiques). C'est ainsi qu'il naît dans l'espèce humaine 51,4 % de garçons et 48,6 % de filles. Chez les chevaux, la proportion est de 49,1 % de mâles pour 50,9 % de femelles. Les Épinoches entrent ainsi dans la règle commune.

De même la mortalité plus forte des mâles est un phénomène assez commun. Chez l'homme, les enfants du sexe masculin meurent en plus grand nombre que les filles. Mais l'intérêt des Épinoches est de faire voir, en ce qui les concerne, quel est le facteur principal qui détermine cette mortalité.

En résumé, *la proportion des sexes des Gasterosteus est influencée par la température. Celle-ci intervient après la naissance des Épinoches. Le froid, dans les Stations septentrionales, fait périr beaucoup plus de mâles que de femelles et augmente par suite la proportion relative de ces dernières. Dans les Stations méridionales, par contre, la même action n'a pas lieu, et le pourcentage des sexes reste constant toute la vie.*

§ 8. **Nombre et grosseur des œufs dans le genre Gasterosteus.** — Les renseignements donnés par divers auteurs sont les suivants : Pour GÜNTHER (1853), les femelles d'Épinoches pondent environ 180 œufs. Ce nombre est de 100 à 120 d'après BLANCHARD (1866). Il est de 110 à 150 d'après les indications de SMITT (1895). Enfin FATIO (1882) cite une femelle qui a pondu 179 œufs. Les dimensions indiquées pour le diamètre des œufs varient de 1 millimètre à 1 mm. 7.

J'ai moi-même compté et mesuré les œufs de plusieurs femelles mûres appartenant aux Stations les plus diverses. J'espérais découvrir chez les Épinoches un phénomène analogue à celui que GIARD (1889) a décrit au sujet d'un crustacé, le *Palæmonetes varians*, qui pond un grand nombre de petits œufs dans le Nord (port de Wimereux) et un petit nombre de gros œufs dans le Sud (lacs napolitains). Or il n'en est absolument rien pour l'Épinoche. Les œufs des *Gasterosteus* peuvent être aussi nombreux et aussi gros dans le Nord que dans le Sud. Voici quelques exemples :

NUMÉRO DE LA STATION	NOM DE LA STATION	LONGUEUR TOTALE DE LA ♀	NOMBRE D'ŒUFS MÛRS	DIAMÈTRE DES ŒUFS EN $\frac{m}{m}$ (1)
3	Entrée de Roskilde Fjord	65 $\frac{m}{m}$	317	1.6 — 1.7
16	Montfermeil	58	125	1.5 — 1.6
38	Valence (2)	63	153	1.7 — 1.9
»	»	70	154	»
43	Genzano (Rome)	74	309	1.6 — 1.7
»	»	78	386	»

(1) Mesuré avec le micromètre oculaire.

(2) La femelle de 70 mm. de Valence contenait exactement autant d'œufs (77) dans chacun de ses ovaires.

§ 9. **Durée de l'incubation et vitesse de croissance des Épinoches.** — La durée de l'incubation est de 10 à 12 jours d'après COSTE (1846), de 12 à 15 et même 25 jours d'après FATIO (1882), de 6 jours seulement d'après KUNTZ et RADCLIFFE (1918). ANTHONY (1918) a donné l'explication de ces divergences d'opinions. Il a observé que la durée du développement est proportionnelle à la température. Les premiers battements du cœur de l'embryon, les débuts circulatoires et l'éclosion sont d'autant plus tardifs que la température moyenne est moins élevée. Cela ressort, en particulier, de la comparaison des élevages effectués par ANTHONY en 1916 et en 1917.

ANNÉE	1916	1917
Température moyenne	8°,8	17°,8
Durée moyenne de l'incubation	15 jours 8 h.	8 jours 15 h.

L'influence de la température se fait sentir encore après l'éclosion, pendant les premiers temps de la vie larvaire; puis elle s'atténue au bout de quelques jours. Telle est du moins, à mon sens, la seule explication plausible de deux ordres de faits.

1^o FATIO (1882), KUNTZ et RADCLIFFE (1918) ont mesuré la longueur de jeunes Épinoches à l'éclosion et pendant les deux premières semaines de leur vie libre.

Pour FATIO, l'incubation dure en moyenne 15 jours; 5 ou 6 jours après l'éclosion, les alevins ont une longueur de 3 à 4 mm.; 10 à 12 jours après l'éclosion, ils ont de 5 à 6 mm.

D'après KUNTZ et RADCLIFFE, l'incubation a une durée moyenne de 6 jours; la longueur au moment de l'éclosion est de 4 mm. 2 à 4 mm. 5; 3 jours après elle est de 6 mm. 2 à 6 mm. 5; 8 jours après l'éclosion la longueur est de 7 mm.

J'ai construit à l'aide de ces chiffres les courbes de croissance dans les deux cas (fig. 20).

On voit que la courbe la plus élevée (celle des expériences de KUNTZ et RADCLIFFE) subit, à partir du neuvième jour (1), une inflexion très nette qui la rapproche de l'horizontale. Autrement dit, la croissance se ralentit, l'influence de la température élevée cesse de se faire sentir dès la deuxième semaine.

Rien de pareil en ce qui concerne la courbe des expériences de FATIO, expériences effectuées à une plus basse température. Loin de se ralentir pendant la deuxième semaine,

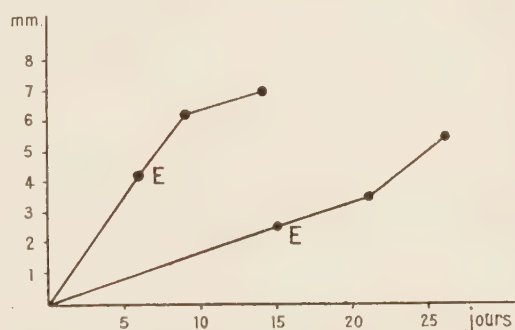


FIG. 20. — Courbes de croissance des *Épinoches*, d'après les observations de FATIO (1882) et de KUNTZ et RADCLIFFE (1918). E., Éclosion. Taille en mm. Age en jours comptés à partir de la fécondation.

(1) A partir de la fécondation.

la croissance s'accélère, et la taille des jeunes Épinoches tend à rejoindre celle des individus élevés dans des conditions thermiques en apparence plus favorables;

2° La taille des Épinoches adultes n'est pas plus considérable dans les Stations chaudes que dans les Stations froides. Plusieurs auteurs ont soutenu l'inverse et je l'ai affirmé moi-même, à leur suite, en 1923. SMITT (1895) cite par exemple des Épinoches du Groenland atteignant une longueur de 93 mm. D'après PALLAS et TILES'US (1811) quelques exemplaires du Kamtchatka auraient jusqu'à 122 mm. et seraient par conséquent les géants des *Gasterosteus*.

En réalité, de plus complètes investigations montrent que la taille moyenne des Épinoches adultes est à peu près indépendante de la température.

NUMÉRO DE LA STATION	NOM DE LA STATION	LONGUEUR MOYENNE EN $\frac{m}{m}$		LONGUEUR MAXIMA ♀
		♂	♀	
1	Drobak	44.0	50.0	84
2	Karlsham	56.4	59.8	
4	Fond de Roskilde Fjord	56.5	62.0	76
5	Kjelds Nor	58.2	62.2	73
6	Port d'Ostende	55.6	58.6	67
20	Roscoff	48.5	57.4	66
22	Baie du Mont Saint-Michel	52.6	56.3	66
29	Machecoul	48.9	50.4	55
33	Sierre	57.1	58.9	78
36	Ennezat	48.7	52.4	62
37	Angoulême	50.1	54.0	73
40	Le Teich	50.2	53.4	64
43	Genzano (Rome)	63.8	74.8	83

§ 10. — **Inégalité de taille entre les sexes.** — Le Tableau qui précède montre que *la taille moyenne des mâles adultes est toujours inférieure de plusieurs millimètres à celle des femelles du même âge*. Je vais maintenant préciser cette inégalité de taille en considérant, non plus un type moyen des deux sexes, mais la totalité des individus mâles et femelles qui m'ont été envoyés de chaque Station.

Supposons que l'on mesure, comme cela se fait au conseil de révision, la taille de tous les jeunes français du même âge. Si l'on établit, pour toutes les tailles ainsi évaluées à un centimètre près, les nombres correspondants de conscrits, on peut ensuite tracer un graphique appelé *polygone de variation de la taille*. Ce polygone rappelle vaguement la courbe que les mathématiciens dénomment courbe en cloche. C'est un polygone simple correspondant à une seule classe annuelle.

Il en est de même pour la taille des Épinoches adultes ou presque adultes que l'on pêche en un lieu donné, à une époque déterminée. Soit l'exemple des spécimens, au nombre de 247, que j'ai reçus de Palavas (Stat. 42) en février 1922. J'ai mesuré leur longueur totale en millimètres et représenté chaque individu par un signe vis-à-vis d'une échelle graduée (fig. 21).

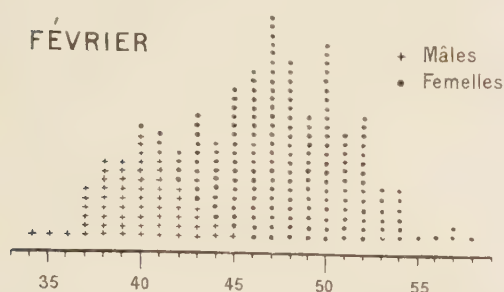


FIG. 21. — Station 42, Palavas. — Génération unique et presque adulte en février 1922. Longueurs en mm.

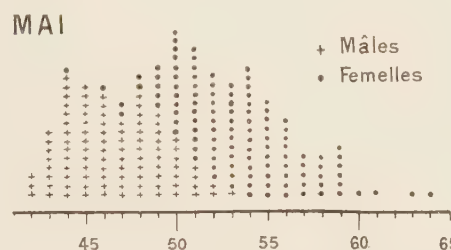


FIG. 22. — Station 40, Le Teich. — Génération unique et adulte en mai 1924. Longueurs en mm.

L'intervalle entre deux signes consécutifs est le même dans toutes les séries verticales. On voit que l'ensemble constitue une sorte de polygone de variation simple, à un seul sommet, qui doit correspondre à une seule classe annuelle ou à une seule génération.

J'attire l'attention sur ce fait que les mâles, représentés par des croix (+), occupent la partie gauche du polygone de variation. Leurs tailles sont comprises entre 34 et 45 mm. Au contraire les femelles, désignées par des points noirs (•), ont des longueurs variant de 40 à 58 mm. La différence des longueurs extrêmes est $58 - 40 = 18$ mm. pour les femelles au lieu de $45 - 34 = 11$ mm. seulement pour les mâles. Donc *la taille des femelles est beaucoup plus variable que celle des mâles. Les femelles ont une croissance plus irrégulière.*

Dans d'autres Stations, l'antagonisme des sexes est encore plus accentué. C'est ainsi que les adultes capturés au Teich (Stat. 40), en mai 1924, donnent lieu au graphique ci-contre (fig. 22). La longueur des femelles subit une fluctuation de 20 mm.; celle des mâles varie deux fois moins.

§ 11. **Durée de la vie des Épinoches. Esquisse de leur cycle vital.** — La plus grande incertitude règne parmi les naturalistes au sujet de la durée de la vie des Épinoches. Les uns, comme DONOVAN (1802) et YARREL (1859), attribuent à ces poissons une existence très courte de une à deux années. Donovan les appelle les « Éphémères des poissons ». D'autres auteurs, au contraire, nient une vie aussi brève. Ainsi LACÉPÈDE (1802) et SOLAND (1869) parlent d'Épinoches ayant vécu jusqu'à quatre ans *en aquarium*. LACÉPÈDE écrit, dans son *Histoire naturelle des Poissons*, que la mortalité précoce des Épinoches est un accident individuel plutôt qu'un fait général. Enfin une remarque qui se trouvera confirmée dans la suite de ce paragraphe a été émise par WARINGTON (1855). Les parents, dit-il, meurent peu de temps après que les jeunes cessent d'avoir besoin de leur surveillance.

Il importe de noter que la longévité des Épinoches, qui n'excède d'ailleurs jamais 3 ou 4 ans, n'a été observée jusqu'ici qu'en aquarium. Or un tel milieu ne réalise jamais les conditions exactes de l'état de nature. En particulier, les Épinoches y reçoivent toute l'année une nourriture abondante. La température elle-même ne change que dans de faibles limites. L'aquarium le mieux installé est donc toujours un milieu artificiel. C'est un reproche à faire

à la plupart des expériences sur les animaux aquatiques, d'être ainsi effectuées, le plus souvent, en « vase clos ».

J'ai abordé l'étude du cycle vital des Épinoches par une toute autre méthode. Mes observations ont eu lieu en pleine nature, dans un certain nombre de localités où les Épinoches sont très abondantes. J'ai suivi une population de quinzaine en quinzaine à l'étang de Montfermeil (Stat. 16). Des correspondants à Roscoff (Stat. 20), à Ennezat (Stat. 36) et au Teich (Stat. 40) m'ont fait plusieurs envois à des époques différentes de l'année ou à la même date en des années successives. Enfin l'étude statistique de la taille de centaines et de milliers d'individus m'a permis d'aboutir à des conclusions intéressantes.

L'âge d'un poisson peut être obtenu de deux manières : 1^o par l'examen des *écailles* ; 2^o par la mesure de la *taille*.

Les écailles donnent l'âge directement et sûrement. On sait en effet qu'elles présentent des zones concentriques alternativement larges et étroites, claires et foncées, qui correspondent à autant de périodes de croissance estivale et d'hibernation. J'ai exposé ailleurs (1921 *d*) l'usage qu'on a fait des écailles dans la biologie des Clupéidés, des Gadidés, des Salmonidés, etc. Il suffit de parcourir la littérature ichthyologique de ces vingt dernières années pour découvrir une accumulation formidable de mémoires sur ce sujet.

La taille, second caractère qui soit lié à l'âge du poisson, ne lui est unie que d'une façon assez lâche. Des irrégularités de croissance sont fréquentes. Aussi ne doit-on utiliser la taille qu'à bon escient et après avoir contrôlé ses indications par une étude préalable des écailles.

C'est ce qu'a fait par exemple HELLAND-HANSEN (1909) dans un travail sur le haddock (*Gadus eglefinus*). Je vais relater une de ses observations qui m'a paru tout spécialement utile pour étayer mes propres recherches sur l'Épinoche. Il s'agit de 122 poissons capturés d'un seul coup de chalut, le 1^{er} août 1906, dans la Mer du Nord, au voisinage du Grand Banc. L'auteur mesure la longueur totale de chacun de ces haddocks et construit un polygone de variation (fig. 23). Ce n'est pas un polygone simple, à un seul sommet, analogue à ceux

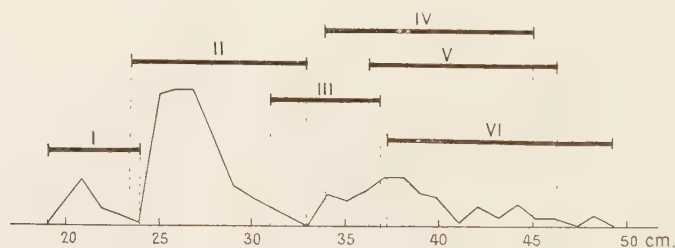


FIG. 23. — Polygone de variation de la taille de 122 haddocks (*Gadus eglefinus*) pêchés d'un seul coup de chalut. Longueurs en cm. Les segments de droite, numérotés de I à VI, indiquent l'étendue des 6 classes annuelles et leur empiètement plus ou moins considérable. D'après HELLAND-HANSEN (1909).

dont j'ai parlé dans le paragraphe précédent (fig. 21 et 22). Il s'en faut même de beaucoup. Le polygone de variation obtenu par HELLAND-HANSEN offre plusieurs sommets correspondant à 21, 26, 34, 37, 42, 44 et 49 centimètres. Comment interpréter ce phénomène ? L'observation des écailles va nous le dire : les 122 haddocks appartiennent à 6 classes annuelles successives

Ils n'ont donc pas tous le même âge. Chaque classe annuelle a une taille moyenne qui lui est propre et détermine, au moins théoriquement, un des sommets du polygone de variation.

CLASSE	AGE	TAILLES EXTRÊMES	NOMBRE D'INDIVIDUS
I	1 an	20-24 $\frac{c}{m}$	11
II	2 ans	23-33	72
III	3 ans	31-37	8
IV	4 ans	34-45	17
V	5 ans	36-46	11
VI	6 ans	37-49	3

Les deux classes les plus jeunes (I et II) ont des tailles nettement tranchées : d'où les deux premiers sommets bien distincts du polygone de variation. Les autres classes ont au contraire des tailles qui empiètent de plus en plus les unes sur les autres.

Les faits ainsi établis ne sont pas spéciaux au haddock. On les retrouve chaque fois qu'on étudie les fluctuations de la taille dans un lot de poissons qui n'ont pas tous le même âge. Nous retiendrons que : 1° un polygone de variation à plusieurs sommets indique un mélange de classes annuelles ou de générations ; 2° au moins pour les classes les plus jeunes, il y a un sommet du polygone correspondant à chacune.

Je m'appuierai sur ces principes pour interpréter les polygones de variation de la taille de mes diverses populations d'Épinoches. Ces poissons n'ont pas d'écaillés (1). Leur longueur totale est par suite le seul caractère qui permette de déterminer leur âge approximatif.

Les figures 21, 22, 24 à 28 et 44 représentent les variations de la taille des Épinoches capturées dans plusieurs Stations et à des époques très diverses. Chaque individu est figuré par un point noir (•) au-dessus d'une échelle graduée en millimètres. Il saute aux yeux que tous les polygones de variation ont un seul ou deux sommets, jamais plus. Par conséquent, *le peuplement d'Épinoches des Stations considérées contient au plus deux classes annuelles*. On pourrait en conclure immédiatement que les Épinoches, à l'état de nature, ne vivent que deux ans. Cependant il est possible de serrer de plus près la solution du problème.

Je vais étudier d'abord ce qui se passe dans 4 Stations où j'ai eu accès à plusieurs époques de l'année :

1° *Étang de Montfermeil (Seine-et-Oise)*. — Stat. 16. — Au mois de mai les Épinoches sont en pleine activité reproductrice. J'ai décrit (p. 43) un épisode de leur nidification. Les mâles se distinguent facilement des femelles à leur brillante parure de noces. Les femelles ont l'abdomen turgescent. La ponte est imminente ou déjà effectuée dans certains cas. Toutes les Épinoches sont au même état de maturité sexuelle. Il n'y a pas de jeunes immatures.

(1) Les plaques latérales ne donnent aucun renseignement sur la croissance. On ne peut y distinguer de zones concentriques.

Le 31 mai apparaissent les premières bandes de jeunes Épinoches. Elles se tiennent dans les herbes au bord de l'étang. J'en pêche une dizaine au filet fin. Leurs tailles sont comprises entre 8 et 17 mm.

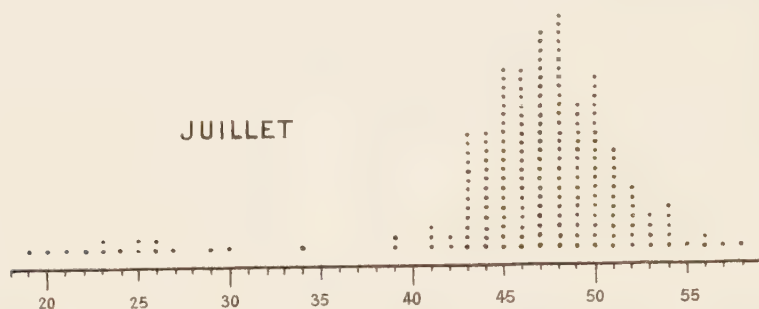


FIG. 24. — Station 36, Ennezat. — Coexistence d'une génération adulte et d'une génération jeune en juillet 1923. Longueurs en mm.

Le 15 juin, les bandes de jeunes sont plus nombreuses. Je capture 15 spécimens ayant de 12 à 20 mm.

Ainsi, à partir du mois de juin, l'étang de Montfermeil renferme deux générations d'Épinoches : des adultes dont la longueur varie entre 45 et 60 mm. ; des jeunes, nouvellement éclos, qui ont une taille inférieure à 20 mm. Au mois de mai il n'y avait qu'une seule génération ;

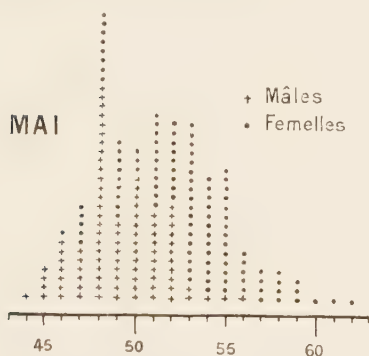


FIG. 25. — Station 36, Ennezat. — Génération unique et adulte en mai 1924. Longueurs en mm.

2^o *Rivière l'Ambène, à Ennezat (Puy-de-Dôme).* — Stat. 36. — J'ai reçu deux envois : en juillet 1923 et en mai 1924. Les 206 Épinoches du mois de juillet appartenaient à deux générations (fig. 24) : des adultes de 39 à 58 mm. et des jeunes de 19 à 30 mm. Au contraire, les 201 Épinoches pêchées en mai étaient toutes des adultes de taille comprise entre 44 et 62 mm. (fig. 25). Le nombre des générations est donc fonction de la date. Il n'y a qu'une génération en mai et deux générations en juin-juillet. La génération jeune est celle de l'année courante. La génération adulte est vraisemblablement celle de l'année précédente ;

3^o *Rivière la Leyre, au Teich (Gironde).* — Stat. 40. — J'ai étudié les Épinoches sur place au mois d'août 1923. A cette époque, les Épinoches vivent par bandes de plusieurs milliers d'individus. Elles sont presque toutes de petite taille. D'ailleurs les 400 spécimens capturés se répartissent ainsi (fig. 26) :

23 adultes de 45 à 59 mm.

375 jeunes de 20 à 34 mm.

2 individus aberrants (36 et 40 mm.).

On se trouve manifestement en présence de deux générations.

Considérons d'abord le groupe des petites Épinoches. Ce groupe est parfaitement homogène. Il y a tous les intermédiaires possibles entre la taille minima (20 mm.) et la taille maxima (34 mm.). Les tailles moyennes (26 à 29 mm.) sont, d'autre part, les plus fréquentes.

Donc le groupe considéré est bien formé d'individus nés en même temps, ou à peu de jours d'intervalle, de parents communs et nullement nés les uns des autres. Ce sont les caractères de ce qu'on est convenu d'appeler en biologie une génération d'individus.

Étant donnée l'absence de génération de plus petite taille, les Épinoches de 20 à 34 mm. sont nécessairement des Épinoches de l'année, venues au monde au commencement de l'été (mai-juin) et âgées par conséquent de 3 à 4 mois.

Tandis que les organes génitaux des petites Épinoches sont rudimentaires, ceux des grandes Épinoches ont atteint et même dépassé la maturité sexuelle. Les testicules, presque noirs, ont de 4 à 5 mm. de longueur sur un peu moins de 1 mm. de largeur. Les ovaires, jaunâtres, sont trois fois plus grands. Leur surface est plissée. A l'intérieur se trouve un mélange de petits œufs (0.02 — 0.16 mm.) et de gros œufs (0.9 — 1 mm.). Ces derniers sont en très petit nombre. On doit les considérer comme les vestiges d'une ponte effectuée depuis quelque temps.

Ainsi les grandes Épinoches sont des adultes qui viennent de

se reproduire. Ce sont les parents générateurs des petites Épinoches. Elles représentent la génération de l'an dernier et ont un an de plus que leurs descendants : leur âge est de 16 à 18 mois.

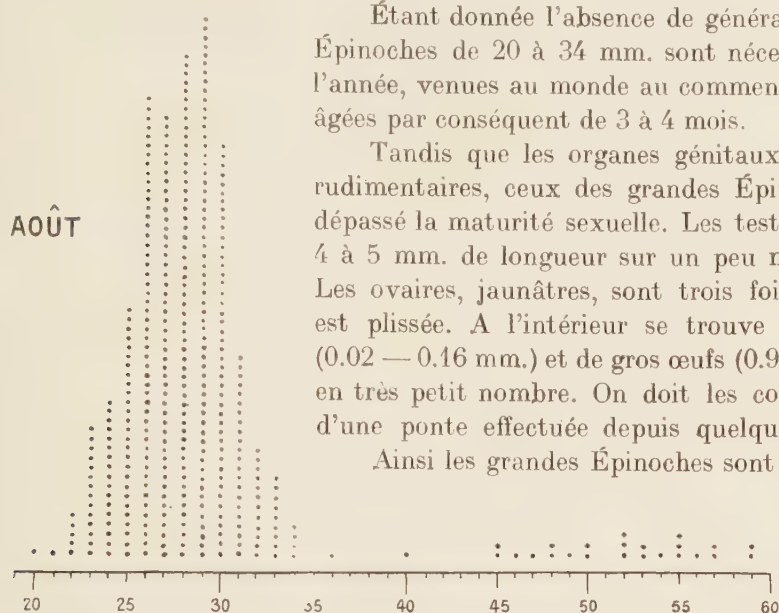


FIG. 26. — Station 40, Le Teich. — Coexistence d'une génération adulte et d'une génération jeune en août 1923. La première est clairsemée. Longueurs en mm.

En vérité, l'examen de la figure 26 ne prouve pas, avec autant d'évidence que pour les petites Épinoches, que les grands individus ont tous le même âge et appartiennent eux aussi à une seule génération. On pourrait supposer que les uns ont un an et les autres deux années ou plus, que les uns se reproduisent pour la première fois et les autres pour la seconde ou la troisième. A cette hypothèse s'opposent toutefois les arguments suivants. D'abord les grandes Épinoches sont très rares au mois d'août. On en voit dans l'eau quelques-unes qui nagent en compagnie de myriades de jeunes. Ce sont des Épinoches en voie de disparition. D'autre part, si les grandes Épinoches avaient entre elles des différences d'âge d'un an ou plus, leurs tailles seraient aussi très différentes. Que voit-on au contraire ? Leur longueur varie seulement de 45 à 59 mm. Encore faut-il tenir compte de ce fait que les grands individus sont des femelles (52-59 mm.) et les plus petits des mâles (45-52 mm.).

En résumé : deux générations. Les adultes, nés en 1922, ont de 16 à 18 mois et une longueur de 45 à 59 mm. Les jeunes, nés en 1923, ont de 3 à 4 mois et une longueur de 20 à 34 mm.

Je me suis fait envoyer des Épinoches du même endroit au mois de mai 1924. A cette date, les adultes de l'année précédente (nés en 1922) ont complètement disparu. Par contre les jeunes de l'année précédente (nés en 1923) sont devenus adultes et constituent la génération unique, ayant de 42 à 64 mm., représentée dans la figure 22. La génération née en 1923 s'est substituée complètement à la génération née en 1922;

4^e Fossé d'eau saumâtre, à Roscoff (Finistère). — Stat. 20. — Des faits analogues aux précédents m'ont été révélés par l'étude de cette Station.

En mai 1924, il n'y a que des adultes dont la taille oscille entre 45 et 66 mm. (fig. 27).

En août 1924, il n'y a aussi qu'une seule génération; mais c'est une génération de jeunes, ayant de 22 à 40 mm. de longueur (fig. 28).

Mieux qu'au Teich, on voit la substitution d'une génération à une autre. Les adultes du mois de mai se reproduisent, puis meurent et laissent la place à leurs descendants.

On remarquera qu'à la même date, au mois d'août, il n'y a plus d'Épinoches adultes à Roscoff (fig. 28), tandis qu'il y en a encore quelques-unes au Teich (fig. 26). Cette différence tient à des circonstances locales et me paraît sans importance.

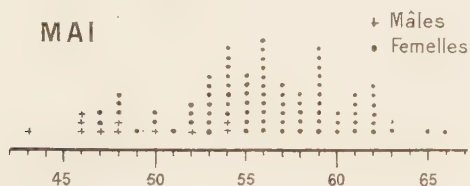


FIG. 27. — Station 20, Roscoff. — Génération unique et adulte en mai 1924. Longueurs en mm.

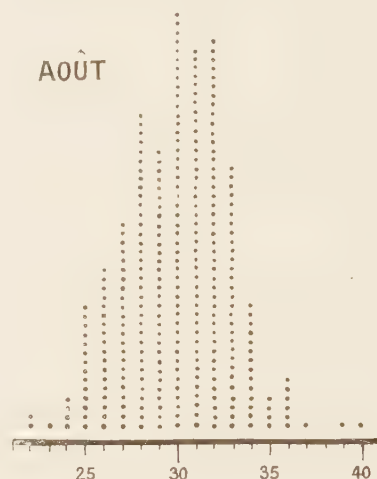


FIG. 28. — Station 20, Roscoff. — Génération de jeunes en août 1924. Longueurs en mm.

Le fait essentiel qui se dégage de la comparaison des données précédentes est le suivant : *le peuplement d'Épinoches des Stations considérées contient toujours une seule ou deux générations, jamais plus. Donc les Épinoches, à l'état de nature, ne vivent que 14 à 18 mois. Nées, par exemple, au mois de mai, elles acquièrent une taille moyenne de 15 mm. en juillet, de 30 mm. en août, de 35 mm. en septembre, et ainsi de suite. Elles deviennent adultes au printemps suivant, avec une longueur moyenne de 45 mm. pour les mâles et de 55 mm. pour les femelles. Enfin, elles se reproduisent en mai-juin et meurent à la fin de l'été ou au commencement de l'automne.*

Chaque Épinoche vit ainsi deux étés (au sens large) et un hiver. Elle présente par suite deux périodes de croissance estivales séparées par une période d'hibernation. Ce qui compte, au point de vue de la taille et du poids de l'animal, ce sont uniquement les périodes de croissance. Aussi peut-on dire que l'âge maximum des Épinoches est de deux étés. C'est leur *âge épidosique* (de *ἐπίδοσις*, croissance). Il correspond à un âge *chronologique* ou réel de 14 à 18 mois.

Jusqu'ici, je n'ai établi les faits précédents que dans 4 Stations. Le moment est venu de montrer qu'ils se répètent dans beaucoup d'autres. Je vais classer ces nouvelles Stations dans l'ordre des dates de capture des Épinoches.

Machinecoul (Loire-Inférieure). — Stat. 29. — Date : Décembre 1923. Rien que des grandes Épinoches. Leur taille varie entre 46 et 55 mm.

Étang de l'Arnel, à Palavas (Hérault). — Stat. 42. — Date : Janvier-Février 1922. Deux cent cinquante Épinoches, constituant tout le produit d'une pêche au filet fin, sont toutes en état d'élaboration sexuelle. Leurs longueurs s'échelonnent régulièrement de 35 à 58 mm., avec un maximum de fréquence entre 45 et 50 mm. Les plus grandes sont des femelles et les plus petites sont des mâles, mais il n'y a aucune interruption dans la série des longueurs

(fig. 21). Toutes les Épinoches appartiennent donc à une seule génération d'individus presque adultes.

Baie du Mont-Saint-Michel (Ille-et-Vilaine). — Stat. 22. — Date : 15 avril 1924. Une seule génération d'individus presque adultes. Les tailles vont de 47 à 66 mm. Comme d'ordinaire, les mâles sont plus petits que les femelles.

Le 30 mai 1924 sont pêchés les premiers jeunes (23 à 39 mm.).

Harfleur (Seine-Inférieure). — Stat. 14. — Date : 2 juillet 1924. Deux générations. Les adultes ont une taille allant de 45 à 71 mm. Les jeunes sont compris entre 25 et 36 mm.

Louvain (Belgique). — Stat. 9. — Date : 22 juillet 1924. Deux générations. Sur une centaine d'individus, il y a 40 adultes de 47 à 64 mm. et 59 jeunes de 18 à 39 mm. C'est le même stade d'évolution qu'à Ennezat (Stat. 36) en juillet 1923.

Plat pays d'Ostende (Belgique). — Stat. 7. — Date : Août 1924. Deux générations. Les adultes, au nombre de 3 dans un envoi, ont respectivement 53, 57 et 59 mm. Les jeunes, au nombre de 318, ont des longueurs échelonnées entre 19 et 33 mm. C'est exactement le même stade d'évolution qu'au Teich (Stat. 40) à quelques jours d'intervalle.

Saint-Laurent-de-la Prée (Charente Inférieure). — Stat. 35. — Date : 10 août 1924. Comme à Roscoff à la même date, la population est constituée uniquement de jeunes dont les longueurs sont comprises entre 23 et 34 mm. Cependant je parviens à découvrir, parmi les herbes, un adulte de 54 mm. Il est extrêmement amaigri et peu vigoureux. C'est un des derniers survivants de la génération adulte.

Santec (Finistère). — Stat. 21. — Date : 30 août 1921. Cent douze Épinoches, capturées à l'épuisette dans un ruisseau affluent de l'Odern, sont toutes des jeunes de l'année. Tailles comprises entre 22 et 40 mm. Il n'y a plus d'adultes.

Le diagramme de la figure 29 traduit les résultats exacts de mes observations. Chaque génération est représentée par un segment de droite dont les deux bouts correspondent aux tailles extrêmes des individus. On voit qu'il y a un ou deux segments, jamais trois ni davantage. Les petites différences de taille entre Épinoches pêchées à la même date, mais en des Stations diverses, tiennent à des causes sans importance : irrégularités de croissance, faible décalage dans les dates de ponte, etc. J'ai fait disparaître ces irrégularités, plus apparentes que réelles, en construisant un diagramme théorique (fig. 30) d'après la taille moyenne des individus de toutes les Stations, considérés à des dates successives. En été (juin-juillet-août), il y a deux générations : la génération adulte qui a de 45 à 65 mm. et la génération jeune, née à la fin du mois de mai, qui a de 10 à 35 mm. Dix millimètres est la taille des Épinoches quelques jours après l'éclosion. En automne (septembre-octobre-novembre), la génération adulte disparaît ; il n'y a plus que la nouvelle génération dont les individus atteignent une longueur de 25 à 50 mm. En hiver (décembre-janvier-février) la taille augmente peu. C'est une période de moindre vitalité. Enfin, au printemps suivant, les Épinoches réalisent leur taille définitive et se préparent à la ponte.

La croissance n'a pas la même intensité en toutes les saisons. Son maximum est dans le premier été et son minimum en hiver :

Saison	Croissance en longueur
Été	25 mm.
Automne	15 —
Hiver	5 —
Printemps	10 —

Une Station septentrionale, celle du fond de Roskilde fjord (Danemark) (Stat. 4), va me permettre de montrer les générations d'Épinoches sous un nouveau jour. J'ai reçu

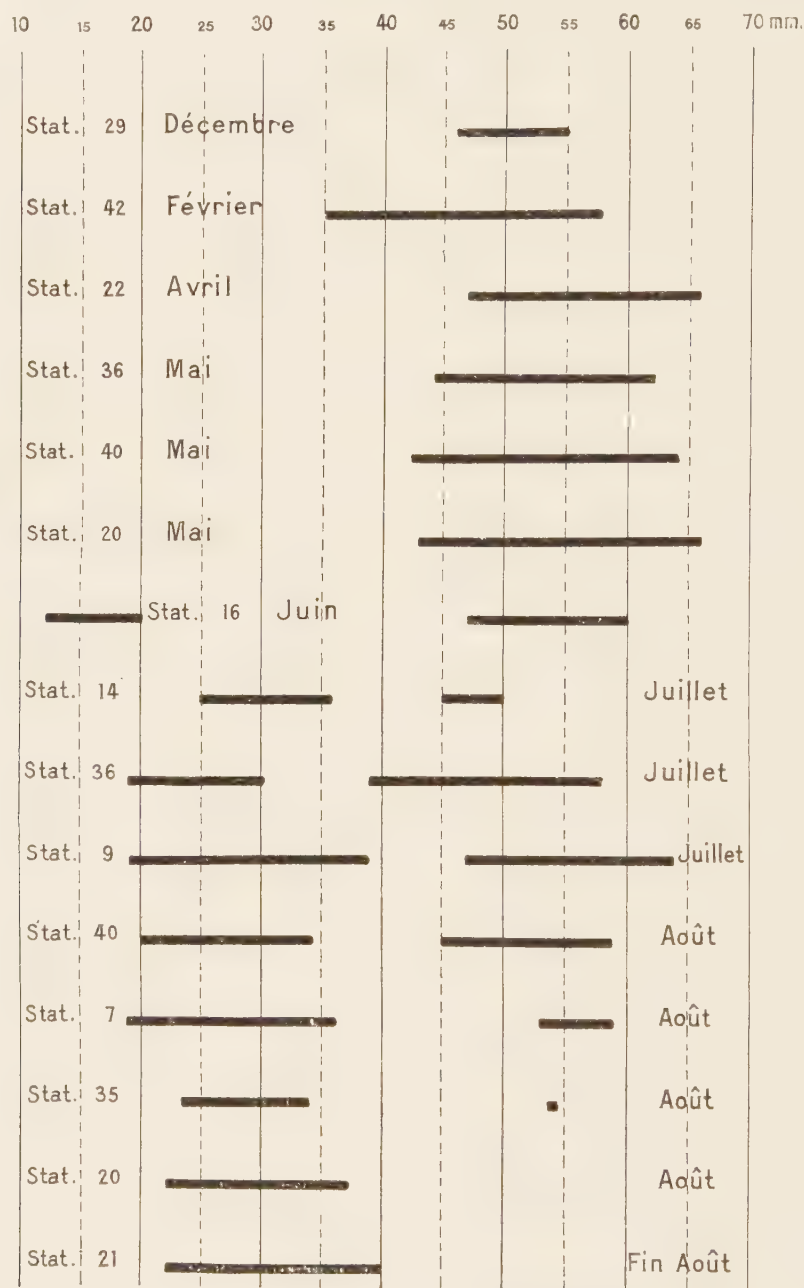


FIG. 29. — Représentation diagrammatique de la taille des *Epinoches* aux différentes époques de l'année. Chaque segment de droite représente une génération. Il y a une ou deux générations, jamais plus, dans les Stations considérées. Longueurs en mm.

709 spécimens pêchés au filet fin en novembre 1923. Groupés d'après la taille (fig. 44, p. 99), ils se répartissent, de la façon la plus nette, en deux générations. La génération adulte comprend

568 individus ayant de 49 à 76 mm. La génération jeune, absolument distincte de la première, est représentée par 141 Épinoches de 34 à 47 mm. On peut s'étonner à première vue de trouver deux générations en novembre. A cette époque, en France et en Belgique, il n'y a qu'une seule génération. Mais il faut remarquer que la ponte est beaucoup plus tardive au Danemark qu'en France. En mai, les fjords peuvent être encore recouverts d'une couche de glace. La

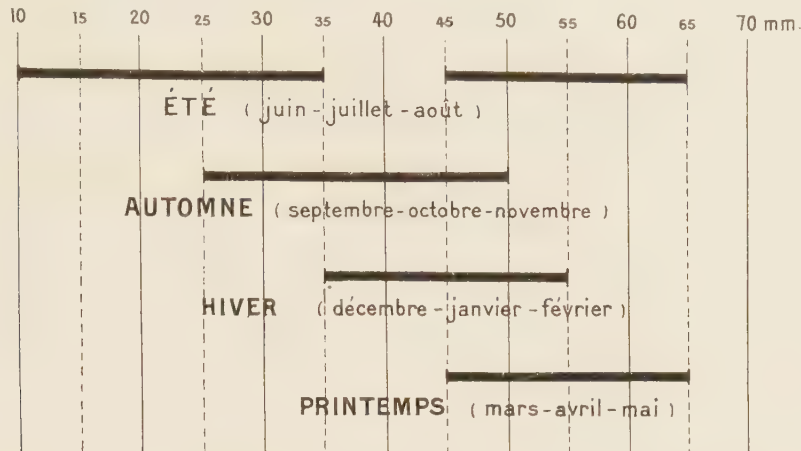


FIG. 30. — Représentation diagrammatique du cycle vital des *Épinoches*. Chaque segment de droite représente une génération. Il y a deux générations en été (juin-juillet-août) et une seule génération dans le reste de l'année.

reproduction ne se fait guère qu'en juillet, et ce décalage par rapport à la reproduction des Épinoches françaises se fait sentir toute la vie. Les Épinoches danoises sont en novembre au même stade d'évolution que les Épinoches françaises en juillet-août. Ainsi l'exception apparente confirme la règle.

Je ne puis en dire autant d'autres observations dont voici des exemples :

Marcoing (Nord). — Stat. 11. — Date : 15 avril 1923. Il ne devrait y avoir qu'une seule génération d'Épinoches presque adultes. Or le polygone de variation de la taille (fig. 31)



FIG. 31. — Station 11, *Marcoing*. — Mélange de plusieurs classes annuelles ou de générations en avril 1921. Longueurs en mm.

comporte au contraire plusieurs sommets et rappelle par ce caractère le polygone tracé par HELLAND-HANSEN relativement aux haddocks (fig. 23). Il semble donc qu'à Marcoing les Épinoches vivent plus de deux ans. A moins que la croissance soit très irrégulière, ou bien encore qu'il y ait chaque année un grand nombre de pontes échelonnées pendant plusieurs mois. Il se peut enfin que de jeunes Épinoches provenant de pontes tardives ne puissent devenir adultes au printemps de l'année suivante.

Il m'est impossible, en l'absence d'écailles, d'aboutir à une conclusion ferme.

Rivière la Sorgue, à Velleron (Vaucluse). — Stat. 41. — Date : 25 avril 1924. On ne devrait aussi trouver qu'une génération d'Épinoches. La ponte n'a pas eu lieu, d'autant plus que la pêche a été effectuée après une longue période de crue. Or les 300 individus ont toutes les tailles comprises entre 24 et 69 mm. C'est un mélange de générations que je ne puis analyser en l'absence des précieuses indications que fourniraient des écailles.

Mes conclusions définitives à ce paragraphe seront donc : *les Épinoches, au moins en France, ne vivent en général que deux étés (âge épidosique). Elles meurent peu de temps après la ponte. C'est revenir à l'idée émise par WARINGTON en 1855. Mais quelquefois, dans certaines Stations, leur vie a une plus longue durée, sans qu'il soit possible de préciser davantage.*

Voici quelques remarques destinées à compléter nos connaissances sur le cycle vital et la bionomie des Épinoches.

Les jeunes Épinoches que l'on peut capturer à partir du mois de juin, mais surtout en août et septembre, vivent en grandes bandes comprenant des milliers d'individus. Leur instinct grégaire atteint alors son maximum d'intensité. C'est à ces jeunes Épinoches que doit se rapporter l'observation suivante de GOLDSMITH (1915) : « Chez les Épinoches les rapports entre individus sont très développés. Ces poissons nagent en troupes; souvent on en voit un jouer un rôle prédominant : c'est lui qui se décide le premier à venir vers un objet inconnu, à attraper une proie; les autres le suivent. L'imitation, ou du moins le mouvement en masse, où tous les poissons suivent l'un d'entre eux, est, chez les Épinoches, bien visible. » C'est en août et septembre que l'on rencontre les bandes de jeunes Épinoches au pied des digues représentées dans les figures 18 et 19.

Pendant l'hiver les Épinoches disparaissent. J'ai déjà parlé des migrations d'automne qu'accomplissent ces poissons (p. 38). Pour Roscoff (Stat. 20) et Ennezat (Stat. 36), j'ai recueilli les renseignements que voici. A Roscoff les Épinoches font leur apparition au mois de mars. En hiver on les voit d'une façon accidentelle et en très petit nombre. Elles sont cachées sous les bords du ruisseau, parmi les racines et les souches. De même, à Ennezat, les Épinoches n'apparaissent qu'au début du printemps (mars-avril). Elles passent aussi l'hiver dans les creux où elles sont mieux protégées contre le froid. Dans l'étang de Montfermeil (Stat. 16), mes observations concordent avec les précédentes.

Aux premières chaleurs de l'année, les Épinoches arrivent à maturité sexuelle et nidifient. Leur instinct grégaire a disparu. Il a même fait place à une hostilité générale entre les mâles. Chacun d'eux se réserve un domaine qu'il défend avec acharnement.

CHAPITRE III

Distribution géographique et Bionomie des genres *Pygosteus*, *Eucalia*, *Spinachia*, *Apeltes*

§ 1. **Distribution du genre *Pygosteus* en France.** — Comme pour le genre *Gasterosteus*, j'ai puisé mes renseignements à deux sources : 1^o les Faunes locales; 2^o une enquête auprès de l'Administration des Eaux et Forêts. La carte ci-jointe (fig. 32) est conçue sur le même modèle que celle de la distribution géographique du genre *Gasterosteus*. Le grisé

représente les régions à Épinochettes. Chaque point noir est une Station indiquée très explicitement dans les notes que j'ai pu recueillir. Les numéros désignent les Stations d'où j'ai reçu des Épinochettes pour l'étude de la variabilité de leurs caractères.

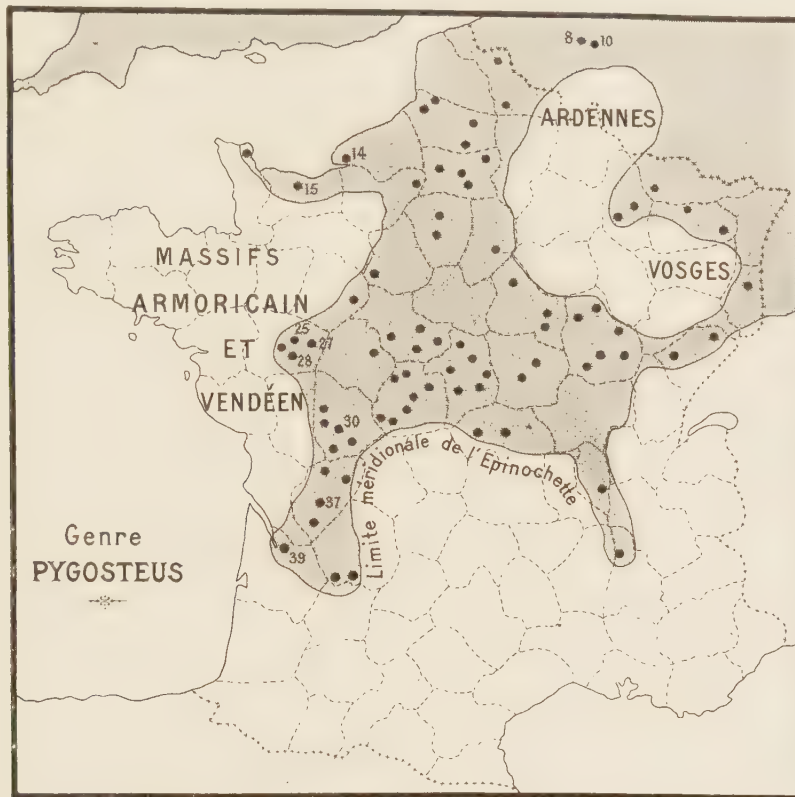


FIG. 32. — Distribution du genre *Pygosteus* en France. Le grisé représente les régions à Épinochettes. Chaque point noir est une Station d'Épinochettes. Les chiffres désignent les Stations d'où j'ai reçu des spécimens pour l'étude biométrique.

La répartition des *Epinochettes* en France présente deux caractères essentiels. D'abord les *Epinochettes* (*Pygosteus*) descendent moins loin vers le Sud que les véritables *Epinoches* (*Gasterosteus*). Elles sont localisées dans la moitié Nord de la France, à l'exception de deux apophyses qui atteignent le 45° de latitude septentrionale, l'une à l'Ouest et l'autre à l'Est du Massif central. Ensuite les *Epinochettes* sont distribuées d'une façon tout à fait sporadique : abondantes ici, très rares dans un département voisin et faisant complètement défaut à quelques autres. Les régions où elles manquent sont non seulement des contrées montagneuses ou des pénéplaines (Massif armorico-vendéen, Ardenne, Vosges, Jura), mais aussi des départements de faible altitude que rien ne désigne a priori.

1° **Limite méridionale des Épinochettes.** — Partant de Bordeaux, cette limite se dirige en premier lieu vers le département de la Dordogne, puis remonte au Nord en longeant le Massif central. Elle contourne ensuite ce Massif de l'Ouest à l'Est et redescend dans la vallée du Rhône jusqu'à la latitude de Valence. Enfin, présentant à cet endroit un point de

rebroussement, la courbe limite de l'habitat des *Pygosteus* se relève et suit approximativement les contreforts des Alpes et du Jura jusqu'à la trouée de Belfort.

Les départements traversés sont les suivants : Gironde, Dordogne, Charente, Vienne, Indre, Allier, Saône-et-Loire, Rhône, Isère, Drôme, Côte-d'Or, Doubs.

Gironde. — J'ai reçu des Épinochettes provenant d'une petite rivière, le Serpent, qui coule à 2 kilomètres des portes de Bordeaux (Stat. 39). Par contre, M. l'Inspecteur des Eaux et Forêts m'écrit que ces poissons sont inconnus dans la partie Sud du département de la Gironde.

Dordogne. — Les Épinochettes m'ont été signalées à Eymet et à Issigeac.

Charente. — Toutes les rivières possèdent des Épinochettes. Elles sont cependant en moins grand nombre que les vraies Épinoches : $1/3$ de *Pygosteus* pour $2/3$ de *Gasterosteus*. J'en ai reçu d'Angoulême (Stat. 37).

Vienne. — D'après MAUDUYT (1847) les Épinochettes fréquentent la plupart des affluents du Clain, aux environs de Poitiers. La Doux, où j'ai choisi ma Station 30, est un de ces affluents.

Indre. — Voici les renseignements donnés par les excellentes Faunes locales de PARATRE (1893) et de MARTIN et ROLLINAT (1894, 1914). Tous les ruisseaux herbeux, à eaux claires et tranquilles, des environs du Blanc, d'Argenton et de Châteauroux contiennent des Épinochettes. Il y en a même dans la Creuse, à Saint-Gaultier. Elles font défaut par contre aux marais de la Brenne.

Allier. — OLIVIER (1898) signale des Épinochettes dans le Cher à Montluçon. M. le Conservateur des Eaux et Forêts ajoute le Sichon et la Quenne, affluents de l'Allier, près de Moulins.

Rhône. — Aux environs de Lyon, d'après LUNEL (1881), il n'y a que des Épinochettes et pas d'Épinoches.

Isère et Drôme. — L'Épinochette ne se trouve, comme l'Épinoche, qu'au voisinage immédiat du Rhône, dans l'étroit chenal compris entre le Massif central et les monts du Dauphiné. LÉGER (1909), très instruit sur toute la faune ichthyologique du Sud-Est de la France, n'indique la présence d'Épinochettes que dans les petits ruisseaux de la vallée du Rhône, en amont du confluent de l'Isère, c'est-à-dire de Valence.

Côte-d'Or. — BLANCHARD (1866) a pris à Dijon le type de son espèce *Gasterosteus (Pygosteus) burgundianus*.

Doubs. — La vallée du Doubs possède des Épinochettes à Montbéliard et à Besançon.

Par opposition aux départements précédents, où passe la limite méridionale des Épinochettes, les suivants, situés immédiatement au Sud, ne possèdent pas ce genre de poissons : Landes, Lot-et-Garonne, Lot, Corrèze, Haute-Vienne, Creuse, Puy-de-Dôme, Loire, Haute-Loire, Ardèche, Vaucluse, Hautes-Alpes, majeure partie de la Drôme et de l'Isère, Ain, Jura;

2° Départements sans Épinochettes, bien que situés au Nord de la limite méridionale définie ci-dessus. — Exemples : Ardennes, Aisne, Marne, Aube, Haute-Marne, Vosges, Haute-Saône. Ils constituent une contrée en forme de croissant unissant le Massif ardennais à celui des Vosges. Les Épinochettes lorraines sont ainsi séparées des Épinochettes bourguignonnes. Cela paraît être un argument en faveur de la séparation des deux espèces

distinguées par BLANCHARD (1866) : *Gasterosteus (Pygosteus) lotharingus* et *burgundianus*. Je dirai plus tard ce qu'il faut en penser;

3° **Départements où les Épinochettes prédominent sur les Épinoches.** — Exemples : Cher, Indre, Indre-et-Loire, Vienne, Maine-et-Loire. J'ai déjà dit que ces départements (couverts de hachure dans la figure 16) constituent une sorte d'îlot où les Épinoches sont rares, tandis que pullulent les Épinochettes.

Tous les envois que m'a faits M. l'Inspecteur des Eaux et Forêts aux Ponts-de-Cé (Maine-et-Loire) renfermaient en majorité des Épinochettes (Stat. 25, 27, 28). Dans le Cher, les Épinochettes sont seules présentes. Elles abondent dans tous les ruisseaux et dans le canal du Berry. On les rencontre aussi en Sologne.

§ 2. **Coexistence des Épinoches et des Épinochettes.** — Une question a été discutée maintes fois par les naturalistes, celle de savoir si les Épinoches (*Gasterosteus*) peuvent coexister avec les Épinochettes (*Pygosteus*). Des auteurs également sérieux affirment, les uns qu'on ne peut trouver Épinoches et Épinochettes dans les mêmes rivières, les autres, au contraire, que ces deux sortes de poissons fréquentent les mêmes ruisseaux et parfois se trouvent mélangées. J'ai attiré sur ce point l'attention de MM. les Conservateurs et Inspecteurs des Eaux et Forêts. Leurs réponses sont aussi contradictoires. Tout dépend évidemment des Stations considérées. *Le fait à retenir est qu'il n'y a pas incompatibilité d'existence entre les Épinoches et les Épinochettes.* On peut les trouver ensemble ou non. Plusieurs envois qui m'ont été faits en 1923 et en 1924 contenaient les unes et les autres (Stat. 14, 15, 37, etc.).

ANTHONY (1918) s'exprime en les termes suivants : « Les Épinochettes se trouvent d'ordinaire dans les endroits vaseux et les Épinoches dans les eaux claires. Mais dans les étangs de Maisons-Lafitte aussi bien que dans la Seine, on récolte à l'épervier ou à l'épuisette les unes et les autres, les premières étant d'ailleurs de beaucoup les moins nombreuses. J'ai observé aussi l'association constante des Épinoches et des Épinochettes dans l'Oise et ses affluents (Creil, Beauvais, Clermont, Persan) où j'ai vu parfois la seconde prédominer. J'ai obtenu très aisément des hybrides d'Épinoches et d'Épinochettes en fécondant artificiellement des œufs de cette dernière espèce avec du sperme de la première. »

De tels arguments résolvent d'une manière définitive la question posée au début de ce paragraphe.

§ 3. **Distribution du genre *Pygosteus* en Europe.** — Les principes généraux de cette répartition géographique sont les mêmes que ceux qui ont été mis précédemment en évidence : 1° limite méridionale plus élevée que celle des Épinoches; 2° éloignement des régions montagneuses; 3° distribution sporadique. Je vais le montrer par une série d'exemples.

A partir de la trouée de Belfort où elle quitte le territoire français, la limite méridionale des Épinochettes suit le pourtour du Massif alpin et des Karpates jusqu'à la mer Noire. La Suisse, l'Autriche-Hongrie, l'Italie, l'Espagne ne possèdent pas d'Épinochettes. Tous les auteurs consultés, en particulier HECKEL et KNER (1858), BONAPARTE (1841), FATIO (1882), sont très affirmatifs à cet égard.

KESSLER (1859-1860) a cru devoir décrire une espèce nouvelle, sous le nom de *Gasterosteus (Pygosteus) platygaster*, pour les Épinochettes du port d'Odessa, du Dniepr et des eaux douces de la Crimée septentrionale. Notons ici que la latitude de ces localités est un peu supérieure à 45° : exactement 46°28' pour Odessa et 46°37' pour Aleschki (embouchure du

Dniepr). Il est donc permis de dire qu'en Europe les *Epinochettes* sont toujours situées au Nord du 45^e parallèle.

Cette opinion est confirmée par un mémoire où STEINDACHNER (1899) étend l'habitat de *Pygosteus platygaster* au cours inférieur du Danube (la Save à Belgrade, les marais du Danube à Negotin), au bassin de la Caspienne (embouchures de la Volga et de l'Oural) et au Turkestan (cours d'eau tributaires de la mer d'Aral).

Les régions à *Épinochettes* sont clairsemées à la surface de l'Europe. Je l'ai montré en ce qui concerne la France. Il en est de même, par exemple, pour la Scandinavie. J'ai tracé en Norvège, sur la figure 17 (p. 27), trois cercles A, B, C. Ils délimitent les seules régions où HUITFELDT-KAAS (1923) ait observé les *Épinochettes*. Il ne semble pas y en avoir ailleurs. Le cercle A correspond au Finmarken, le cercle B au fjord de Trondhjem et le cercle C au Sud de la Norvège, jusqu'aux lacs Mjösen, Storsjöen et Ostöen.

Jusqu'où les *Épinochettes* sont-elles répandues vers le Nord? Pour répondre à cette question, je me servirai des ouvrages de MALMGREN (1864), de LILLJEBORG (1884), de SMITT (1895), de HUITFELDT-KAAS et de SOLDATOV (1923).

Probablement y a-t-il des *Épinochettes* en Islande et aux Féroë. Je n'en ai cependant aucune certitude, bien qu'un exemplaire du Muséum de Paris (n° 03-4) soit étiqueté : *Gasterosteus pungitia* d'Islande. Ce peut-être par erreur.

Les *Épinochettes* vivent jusqu'à l'extrême limite de la Scandinavie et par suite de toute l'Europe : le cap Nord (74°11'). Tous les fjords du Finmarken (Varangerfjord, Porsangerfjord, Langfjord, Tanafjord, etc.) en possèdent. Puis on les retrouve à l'embouchure de la Dwina, près d'Archangel (65°15'), à l'embouchure de la Petchora et enfin dans la mer de Kara. SOLDATOV raconte avoir vu en mars-avril 1922 des *Épinochettes* nageant sous la glace du port d'Archangel. Elles y vivent en compagnie d'éperlans (*Osmerus eperlanus*), de goujons (*Gobio fluviatilis*), de brèmes (*Abramis brama*) et de *Zoarces viviparus*.

En somme, la limite septentrionale du genre *Pygosteus* se confond avec celle du genre *Gasterosteus* et avec la limite du continent européen.

§ 4. **Distribution du genre *Pygosteus* en Asie.** — La documentation sur ce sujet est beaucoup plus importante que pour le genre *Gasterosteus*.

Auteurs consultés : PALLAS (1811), GUICHENOT (1869), STEINDACHNER (1880), KESSLER, WARPA-CHOWSKI (1887), NIKOLSKY (1889), SMITT (1895), STEINDACHNER (1899), JORDAN et STARKS (1901), JORDAN et SNYDER (1903), BERG (1907), MEEK (1916), SOLDATOV (1923).

L'immense étendue de la côte septentrionale sibérienne, depuis la mer de Kara et la Nouvelle-Zemble jusqu'au détroit de Bering, offre de très nombreuses Stations d'*Épinochettes*. Ce sont, en particulier, des rivières importantes comme la Khatanga, l'Yana, la Kolyma. Leur situation dans la région polaire arctique confère à ces cours d'eau un régime très spécial auquel ont dû nécessairement s'adapter les *Épinochettes*. Il serait intéressant d'observer leurs mœurs et de savoir si la nidification s'accomplit pour elles dans la si courte période (quelques semaines) qui sépare deux glaciations successives.

La presqu'île du Kamtchatka, reliée d'une part à l'Amérique du Nord par les îles Aléoutiennes, d'autre part au Japon par les îles Kouriles, possède des *Épinochettes* qui ont été décrites sous le nom de *Pygosteus wossnessenskyi*.

Une autre espèce, *Pygosteus tymensis*, tire son nom d'une rivière de l'île Sakhalin, le Tym, qui se jette dans la mer d'Ochotsk. Cela confirme l'assertion de PALLAS, suivant laquelle il y aurait au Musée de Saint-Pétersbourg des spécimens « *e mari Ochotensi* ».

Descendant plus au Sud, nous trouvons des Épinochettes en Corée (golfe d'Ussuri, près de Vladivostok) et en Mandchourie (fleuve Amour et son affluent de droite, le Sungari). C'est probablement à la Mandchourie chinoise qu'appartient l'espèce *Pygosteus sinensis* décrite par GUICHENOT en 1869 et dont les types se trouvent au Muséum de Paris (n.º 5.228). Appartiennent aussi à la même région : *Pygosteus bussei* WARPACHOWSKI et *Pygosteus stenurus* KESSLER. Cette dernière espèce a été recueillie dans le lac Dalai-Nor, situé à 400 kilomètres au Nord de Péking, par 43°20' de latitude septentrionale.

Les Épinochettes du Japon méritent un examen attentif car elles vont nous permettre de déterminer un point nouveau de la limite méridionale du genre *Pygosteus*. Il y a des Épinochettes dans l'île Yéso (à Hakodate) et dans l'île Hondo (à Ishikawa, Tokio, Nagoya); mais il n'y en a pas dans les îles Sikok et Kiou-Siou. Nagoya est sur le 35^e parallèle. Les Épinochettes asiatiques descendent par conséquent à environ 10° au-dessous de leur limite méridionale en Europe.

Les Épinochettes japonaises ont fourni les types de *Pygosteus japonicus* STEINDACHNER, *Pygosteus undecimalis* JORDAN et SNYDER, *Pygosteus steindachneri* JORDAN et STARKS.

§ 5. **Distribution du genre *Pygosteus* en Amérique du Nord.** — Comme pour les *Gasterosteus*, je distinguerai les Épinochettes du versant Pacifique de celles du versant Atlantique. Cette distinction, purement géographique, n'entraîne pas dans ma pensée une distinction morphologique ni spécifique. Je m'expliquerai sur ce point dans la troisième partie de ce travail.

1° Épinochettes du versant Pacifique. — Les auteurs consultés sont : BEAN (1881), JORDAN et GILBERT (1882), JORDAN (1885), SCOFIELD (1899).

Les Stations citées appartiennent toutes à l'Alaska, depuis le cap des Glaces (70° N.) jusqu'à l'île Kadiak (57° N.). Elles jalonnent la côte orientale de la mer de Bering et l'archipel des Aléoutiennes. Ce sont, d'après BEAN, le cap des Glaces (Ice Cap), la baie d'Eschscholtz, les ports Clarence et Grantley, Saint-Michel, Nushagak, les îles Shumagin et Kadiak.

Certainement les Épinochettes descendent plus au Sud et doivent atteindre, aux États-Unis, l'État de Washington. Toutefois je n'ai pu obtenir aucune précision sur leur limite méridionale. JORDAN (1885) dit seulement que les Épinochettes occupent la partie septentrionale de la région à l'Est des Montagnes Rocheuses. MEEK (1916) semble terminer l'habitat du genre *Pygosteus* vers la latitude de 55° N. (fig. 33).

2° Épinochettes du versant Atlantique. — Auteurs consultés : CUVIER et VALENCIENNES (1829), RICHARDSON (1836), STORER (1837), DEKAY (1842), STORER (1846), AGASSIZ (1850), STORER (1857), SAUVAGE (1874), JORDAN et COPELAND (1876), NELSON (1876), JORDAN (1878), BEAN (1879, 1880), STEARNS (1883), JORDAN (1885), EIGENMANN (1886), JORDAN (1888), JORDAN et EVERMANN (1896).

Les Épinochettes du versant Atlantique de l'Amérique du Nord ont reçu plusieurs désignations : *Pygosteus occidentalis*, *P. concinus*, *P. mainensis*, *P. nebulosus*, *P. dekayi*, *P. brachypoda*, *P. blanchardi*. J'établirai plus tard leur synonymie.

Il y a des Épinochettes dans toute l'étendue du Canada, depuis le grand Lac des Ours, sur le cercle polaire arctique, jusqu'au Saskatchewan, affluent du lac Winnipeg, sur le 53° de latitude. RICHARDSON ajoute : « and probably through a still greater extent of country ».

Les Épinochettes existent dans la baie d'Hudson, probablement à l'embouchure de Nelson River, déversoir du lac Winnipeg déjà cité. Elles fréquentent aussi les grands lacs : lac Supérieur, lac Michigan.

On les retrouve à Terre-Neuve, au cap Breton et dans les États du Maine, du Massachusetts, de New-York. DEKAY signale leur existence dans le port de New-York et dans des étangs voisins où la communication avec la mer est interrompue une grande partie de l'année. D'après STORER, les Épinochettes vivent en eau salée avec les *Apeltes* qui sont les Épinoches de mer des États-Unis. Une localité assez intéressante est citée par BEAN qui y a pris le type de son espèce *Pygosteus brachypoda*. Il s'agit d'un petit étang au sommet du mont Oosoadlin, à 450 mètres d'altitude.

Je ne sais pas exactement jusqu'où le genre *Pygosteus* s'étend au Sud le long du versant Atlantique. Quelques auteurs comme JORDAN (1878) parlent du cap Hatteras (35° N.). D'autres limitent l'habitat des Épinochettes à la latitude de New-York et de Philadelphie (40° N.). Je penche plutôt vers cette dernière opinion parce qu'elle a été soutenue par JORDAN, en 1896, donc postérieurement à l'ouvrage où le même ichthyologiste soutenait l'opinion inverse.

Une incertitude analogue règne au sujet des Épinochettes du Groenland. Il y en aurait d'après JORDAN (1885, 1888) et non d'après d'autres auteurs. SMITT (1895) ménage son jugement jusqu'à plus ample informé.

§ 6. Euryhalinité, Eurythermie, Rhéotropisme négatif des Épinochettes. —

Au cours de ses remarquables recherches sur la résistance de l'Épinoche aux changements de salinité, GUEYLARD (1924) a été amenée à faire quelques expériences comparatives sur l'Épinochette. Or ce dernier poisson est loin de supporter aussi bien que le premier le passage brusque de l'eau douce à l'eau salée ou *vice versa*. Provenant d'une rivière, il est tué en 24 heures par immersion dans une solution marine à 20 ‰.

L'Épinochette serait-elle donc sténohaline?

Un fait certain est qu'en France on la trouve moins souvent sur le littoral que la véritable Épinoche.

Mais il n'en est pas de même pour les pays du Nord. J'ai reçu des Épinochettes de Roskilde fjord (Stat. 4), où la concentration est de 12 ‰, et des fossés d'eau saumâtre du plat pays d'Ostende (Stat. 7). Les renseignements que l'on puise dans divers auteurs parlent aussi dans le même sens. Il y a en effet des Épinochettes dans le Zuyderzée, d'après SCHLEGEL (1869); dans le port de Hambourg, d'après SCHONEVELDE (1624); dans les herbiers de zostères et d'ulves du port de Kiel, d'après MÖBIUS et HEINCKE (1883); dans le port d'Odessa, d'après KESSLER (1859). Les Épinochettes fréquentent la mer Baltique; principalement, il est vrai, dans sa partie orientale, la moins salée (golfs de Botnie et de Finlande) (fig. 34, p. 70). BENECKE (1881) dit qu'elles se trouvent aussi dans les lagunes de Prusse orientale. EKSTRÖM (1835) désigne l'Épinochette sous le nom de « Kleine Seestichling, petite Épinoche de mer ». Au Japon, il y a des Épinoches dans les baies de Tokio, de Nagoya et d'Ishikawa, aussi bien qu'en eau douce, dans les lacs de Musashi et d'Inokashiro. Transportons-nous en Amérique : les Épinochettes sont signalées dans le port de New-York, en compagnie des syngnathes. Il y en a aussi en pleine mer au large du cap Breton.

MEEK (1916) parle des migrations de l'Épinochette. Il y aurait, comme pour l'Épinoche : a) un déplacement vers la côte avec pénétration dans les rivières en mai-juillet (migration reproductrice anadrome); b) un voyage en sens inverse au début de l'automne.

De tels faits empêchent de souscrire, malgré les expériences de GUEYLARD, à l'hypothèse d'une sténohalinité du genre *Pygosteus*.

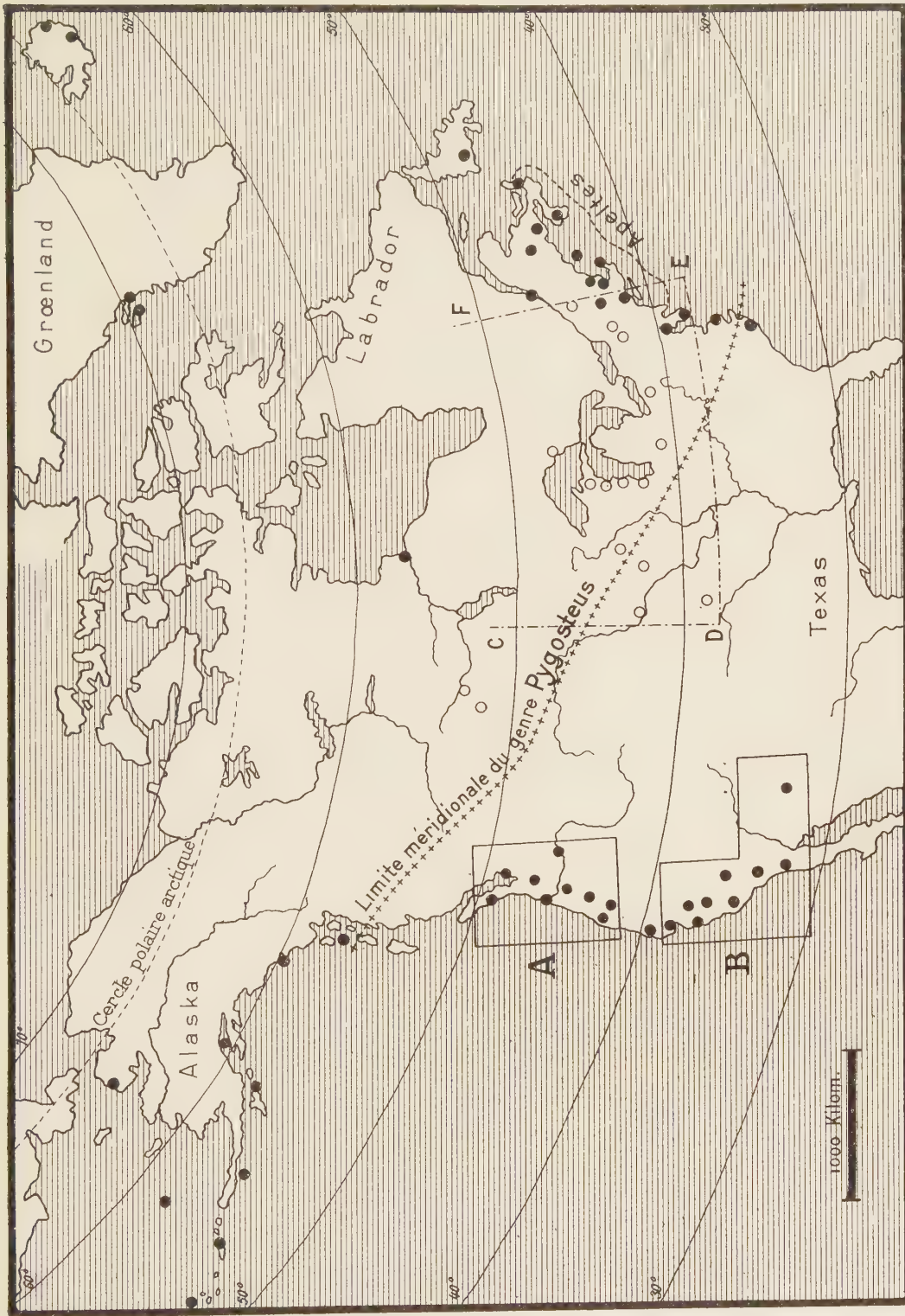


FIG. 33. — Distribution des Gasterostéidés en Amérique du Nord. — Les points noirs représentent des Stations de *Gasterosteus*. Celles qui se trouvent dans les cadres A et B ont été étudiées par RUTTEN (1896). Les lignes CD, DE, EF et les petits cercles indiquent l'habitat du genre *Eucalia*. La ligne de croix (+ + +) qui traverse l'Amérique est la limite méridionale du genre *Pygosteus*. L'extension du genre *Apeltes* est indiquée en mer par un trait interrompu (---).

Épinoches et Épinochettes sont les unes et les autres *euryhalines* mais à des degrés différents.

Elles se ressemblent de la même manière par leur *eurythermie* qui leur permet de s'étendre en latitude sur des milliers de kilomètres. Cependant les Épinochettes sont moins eurythermes que les Épinoches. Leur limite méridionale, avons-nous vu, ne dépasse pas en général le 45° de latitude Nord, tandis que celle des Épinoches atteint en Californie et en Algérie des latitudes bien plus basses. Cette différence est marquée dans le Tableau ci-dessous, où sont indiqués les points extrêmes atteints par les deux genres.

RÉGION DU GLOBE	GASTEROSTEUS	PYGOSTEUS
Versant Pacifique de l'Amérique du Nord	32°	45° ?
Versant Atlantique	35°	40°
Europe et Afrique	36°	45°
Japon	35°	35°

Le *rhéotropisme négatif* des Épinochettes offre les mêmes caractères que celui des Épinoches. Tous ces poissons recherchent de préférence les endroits tranquilles et herbeux des rivières, des lacs et des étangs. A noter que les Épinochettes se trouvent plus souvent que les Épinoches en eau stagnante.

§ 7. **Phénomènes de la reproduction dans le genre *Pygosteus*** — L'époque de la reproduction est d'autant plus tardive que la température extérieure moyenne est plus basse ou, ce qui revient au même, la latitude plus considérable. C'est avril-mai pour la France; juin-juillet pour le Scandinavie et la Finlande.

Je n'ai examiné qu'un trop petit nombre d'Épinochettes pour me faire une idée de la proportion des sexes chez ces poissons.

Les œufs de l'Épinochette sont un peu plus petits que ceux de l'Épinoche. Cela n'empêche pas, cependant, que la fécondation croisée ait pu être effectuée par RANSOM (1865) et ANTHONY (1918).

Dans son *Philosophical Account of the workes of Nature*, BRADLEY (1721) rapporte les observations d'un de ses amis sur le nid de l'Épinochette. Ce paraît être la plus ancienne mention de cette curieuse petite œuvre d'art. Le nid de l'Épinochette a été découvert avant celui de l'Épinoche parce qu'il n'est pas enfoui comme ce dernier dans la vase du fond des rivières et des étangs. Il est suspendu parmi les herbes aquatiques et affecte la forme d'un manchon.

C'est le mâle uniquement qui construit le nid de l'Épinochette. Il agglomère les morceaux d'algues et d'herbes avec une sécrétion visqueuse de ses reins. Je renvoie pour plus de détails au grand mémoire de COSTE (1848) et aux récits de BLANCHARD (1866) et de BREHM.

Frappé par les différences entre la nidification des Épinoches et celle des Épinochettes, COSTE avait proposé de mettre ces poissons dans deux genres distincts. Cela lui valut une cri-

tique de la part de trois savants illustres, membres de l'Institut de France : FLOURENS, VALENCIENNES et DUMÉRIL. « Nous n'adopterons pas, disent-ils, l'opinion émise par M. Coste que la différence des nids construits par les deux Épinoches de nos eaux douces puisse autoriser l'établissement de deux genres distincts pour deux espèces si voisines. Que serait-ce des méthodes zoologiques si parmi les oiseaux, par exemple, on voulait distinguer comme des genres les espèces analogues qui construisent des nids d'une forme et d'une texture si diverses, tels que ceux du pinson et de la linotte? »

Ironie du sort : l'Épinoche et l'Épinochette sont aujourd'hui reconnues comme des genres distincts (*Gasterosteus* et *Pygosteus*). De même le pinson et la linotte sont placés à l'heure actuelle dans les genres distincts *Fringilla* et *Acanthis*. Il se trouve que les caractères morphologiques ont coïncidé avec les caractères éthologiques. Ce n'est certes pas un cas général, mais c'est un cas fréquent. D'autre part, les caractères morphologiques ne sont pas moins variables que les caractères éthologiques. Bien souvent ils n'ont pas plus de valeur les uns que les autres pour indiquer la descendance des espèces. En somme, si les caractères de formes doivent avoir le premier pas, ceux qui ressortent des mœurs ne peuvent être dédaignés. Ce sont des auxiliaires précieux qui doivent figurer dans les diagnoses génériques et spécifiques.

§ 8. **Distribution géographique et bionomie du genre *Eucalia*.** — A l'inverse des deux genres précédents, celui-ci appartient en propre à l'Amérique du Nord. Il est même localisé dans les eaux douces (rivières et lacs) des États-Unis et du Canada. Il faut distinguer deux parties dans son habitat : 1^o aux États-Unis, une partie relativement étroite, resserrée entre les méridiens de New-York (75^o W.) et de Chamberlain, dans le Dakota (100^o W.); 2^o au Canada, une partie élargie, s'étendant depuis Sukkertoppen, sur la côte occidentale du Groenland (50^o W.), jusqu'à Saskatchewan River et Swift Current Creek, affluents du lac Winnipeg (108^o W.). La limite méridionale, d'après JORDAN (1877), passe à 50 milles au Sud du lac Érié, c'est-à-dire coïncide approximativement avec le 38^e parallèle. Tous ces renseignements sont portés sur la figure 33.

Les principaux auteurs qui se soient occupés des *Eucalia* sont : KIRTLAND (1840), STORER (1846), AGASSIZ (1850), COPE (1865), SAUVAGE (1874), JORDAN et COPELAND (1876), JORDAN (1876), NELSON (1876), JORDAN (1877, 1878), JORDAN et GILBERT (1882), GILL (1884), JORDAN (1885), EIGENMANN (1886), JORDAN (1888), EVERMANN et COX (1894), JORDAN et EVERMANN (1896), WAGNER (1910).

Ils les ont désignés sous des noms assez divers : *Eucalia inconstans*, *E. pygmæus*, *E. micropus*, *E. globiceps*, *E. cayuga*.

La partie de l'habitat qui est la mieux connue comprend les États de New-York, de Pennsylvanie, d'Ohio, de Michigan, de Wisconsin, d'Illinois, de Minnesota, d'Iowa et de Dakota. Sauf le premier, qui est arrosé par des rivières se jetant directement dans l'océan Atlantique, les autres sont parcourus par des affluents et sous-affluents du Mississippi, notamment par l'Ohio, le Missouri et le Minnesota. Ils sont bordés en outre par les grands lacs Supérieur, Michigan, Huron, Érié, Ontario qui les séparent du Canada. Toutes ces étendues d'eau douce renferment des Épinoches du genre *Eucalia* mais paraissent à peu près dépourvues de *Pygosteus* et totalement dépourvues de *Gasterosteus*.

Les *Eucalia* recherchent les endroits tranquilles et herbeux des rivières et des lacs. Ils sont très abondants, disent EVERMANN et COX, « in the small grassy fonds ». C'est un trait commun avec les Épinoches et les Épinochettes.

Les *Eucalia* nidifient, comme l'indique leur nom, de *ω*, bien, et *καλιζ*, nid. Je n'ai pu cependant me procurer de détails sur ce nid. HESS (1917) parle seulement d'une sécrétion visqueuse des tubes urinifères, sans dire si elle est produite par le mâle ou par la femelle.

Un autre travail, dû à PEARSE (1918), renseigne sur la nourriture des *Eucalia*. Là encore, pas de grandes différences avec les genres précédents. L'alimentation est surtout carnée. Le contenu stomacal renferme environ 42 % d'insectes, 43 % de crustacés, 4 % de débris végétaux, etc.

§ 9. Distribution géographique du genre *Spinachia*. — Les Épinoches du genre *Spinachia* sont essentiellement marines. C'est ce qu'indiquent leurs noms vulgaires dans les différents pays d'Europe : Épinoches de mer, Sea Stickleback, Seestichling, Zee Stekelbaars. DAY (1880) se demande si elles remontent en eau douce. La réponse à cette question est négative. Les *Spinachia* passent toute leur vie en eau salée, plus particulièrement dans les herbiers de zostères du littoral. C'est là qu'elles nidifient au printemps et au début de l'été. Les seules migrations qu'elles accomplissent, d'après MEEK (1916), consistent à voyager de la côte vers les premières pentes du plateau continental ou inversement, suivant la saison. Elles deviennent excessivement rares ou manquent totalement dans les herbiers durant l'hiver. Il serait intéressant de savoir si l'on peut alors les capturer avec le chalut, à des profondeurs de 50, 100 ou 200 mètres.

Le genre *Spinachia* est aussi exclusivement européen. C'est probablement par erreur que trois spécimens des collections du Muséum de Paris (n° 7.063) ont été étiquetés *Gasterosteus spinachia* de Terre-Neuve, puis signalés avec cette origine par SAUVAGE (1874) et EIGENMANN (1886).

Il est assez facile de délimiter exactement l'habitat des Épinoches de mer.

Auteurs consultés. — Pour la **Scandinavie** et la **Mer Baltique** : EKSTRÖM (1835), MALMGREN (1864), BENECKE (1881), MÖBIUS et HEINCKE (1883), SMITT (1895); — Pour les **Iles Britanniques** : PARNELL (1838), THOMPSON (1841), McINSTOSH (1866), DAY (1880); — Pour la **Hollande** : SCHLEGEL (1869); — Pour la **France** : LAPORTE (1854), LAFONT (1871), SAUVAGE (1874), MOREAU (1881), GADEAU DE KERVILLE (1897).

*Le genre *Spinachia* est plus ou moins répandu sur toutes les côtes européennes de la mer du Nord, de la mer Baltique, de la Manche et de l'océan Atlantique, depuis le cap Nord jusqu'au golfe de Gascogne, c'est-à-dire du 71° au 45° de latitude septentrionale.*

Il s'étend vers l'Ouest jusqu'aux Féroë et jusqu'en Irlande (1).

Il manque en Méditerranée.

Je vais examiner plus spécialement les points suivants : 1° la limite septentrionale; 2° la limite méridionale; 3° l'abondance relative en différents points des côtes de France; 4° l'absence dans la Méditerranée; 5° l'extension dans la mer Baltique.

1° Limite septentrionale. — Cette limite est le cap Nord. Passé ce cap, en allant vers l'Est, les Épinoches de mer font défaut. D'après MALMGREN, le littoral du Finmarken et de Laponie en est dépourvu;

2° Limite méridionale. — SCHLEGEL, MÖBIUS et HEINCKE, SMITT et d'autres auteurs attribuent comme limite méridionale au genre *Spinachia* le golfe de Gascogne (baie de Viscaya). D'autre part l'Épinoche de mer n'est pas signalée dans la Faune ichthyologique

(1) Mais non jusqu'en Islande. Son point le plus occidental est l'île Valentia (Irlande), par 10° 20' W. de Greenwich.

d'Espagne de BORJA Y GOYENCHE (1920). Ces deux ordres de renseignements concordent assez bien.

LAPORTE mentionne l'Épinoche de mer dans sa *Faune ichthyologique du département de la Gironde* ; mais il ajoute que les mœurs de ce poisson lui sont inconnues.

LAFONT dit que l'Épinoche de mer habite le bassin d'Arcachon, sur les crassats (parties émergées à mer basse) de l'Île aux Oiseaux, où se trouvent des herbiers de zostères. « Deux échantillons de cette espèce ont été pris, ajoute-t-il, dans le bassin et portés à l'aquarium où ils ont vécu assez longtemps. » L'intérêt tout spécial pris à ces deux exemplaires laisse déjà supposer qu'on les considérerait comme une rareté.

J'ai interrogé moi-même de vieux pêcheurs d'Arcachon, de Gujan Mestras et du Teich. Je leur ai décrit et montré des Épinoches de mer. Tous m'ont affirmé n'en avoir jamais vu ni capturé au cours de leurs pêches quasi quotidiennes. Les Épinoches de mer sont donc très rares à Arcachon. J'ai été confirmé dans cette opinion par le personnel du Laboratoire. Deux seuls échantillons avaient été capturés à la drague, en avril 1923, au Sud-Ouest de l'Île aux Oiseaux.

Si les Épinoches de mer sont rares dans le bassin d'Arcachon, à plus forte raison doivent-elles être rarissimes sur la côte des landes de Gascogne. Il leur faut en effet, pour nidifier, des herbiers de Zostères et des algues qui ne croissent pas sur les côtes sableuses ;

3° **Abondance relative en divers points des côtes de France.** — De ce qui précède résulte que les *Spinachia* doivent se raréfier à mesure qu'on approche du golfe de Gascogne. En outre, elles doivent prédominer sur les côtes rocheuses, à végétation marine luxuriante. C'est ce qui a lieu. Sans attacher une valeur trop précise aux termes exprimant l'abondance relative, toujours difficile à exprimer, on peut dire que, *grosso modo*, les *Spinachia* sont rares au Nord de la Seine (falaises du pays de Caux, plages de sable), assez communes sur le littoral du Calvados, très communes en Bretagne et à Jersey, assez rares sur la côte de l'Atlantique, très rares dans le golfe de Gascogne ;

4° **Absence dans la Méditerranée.** — Ce fait me paraît ruiner l'hypothèse soutenue par quelques auteurs, que les *Gasterosteus* et les *Pygosteus* de chaque pays dérivent en droite ligne des *Spinachia* du littoral le plus proche. Comment expliquer en effet qu'il existe des *Gasterosteus* en Italie et dans la mer Noire. De quelles Épinoches de mer seraient-elles issues ?

5° **Extension dans la mer Baltique.** — Les Épinoches de mer sont excessivement abondantes dans les chenaux danois et dans toute la partie occidentale de la mer Baltique. Elles y sont capturées, comme les *Gasterosteus*, avec les jeunes harengs et les sprats qui constituent le whitebait des pêcheurs.

Puis elles se raréfient de plus en plus vers l'Est et vers le Nord, à mesure que décroît la salinité moyenne de l'eau. Déjà rares sur les côtes de Prusse orientale, les *Spinachia* deviennent rarissimes dans les régions de Stockholm (Suède) et d'Helsingfors (Finlande). Ces deux villes marquent à peu près la limite de leur extension vers le Nord. On n'en trouve plus au-dessus du 60° parallèle. Le golfe de Botnie et le golfe de Finlande en sont complètement dépourvus.

La figure 34 montre que la limite du genre *Spinachia* coïncide sensiblement avec les courbes isohalines de surface de 5 ‰ et de 5,5 ‰. Elle met en évidence, d'autre part, la distribution antinomique des genres *Spinachia* (hachures verticales) et *Pygosteus* (hachures horizontales).

Les Épinoches de mer sont donc beaucoup moins euryhalines que les *Gasterosteus* et les *Pygosteus*. Je n'ose cependant les qualifier de sténohalines car elles supportent, dans la mer

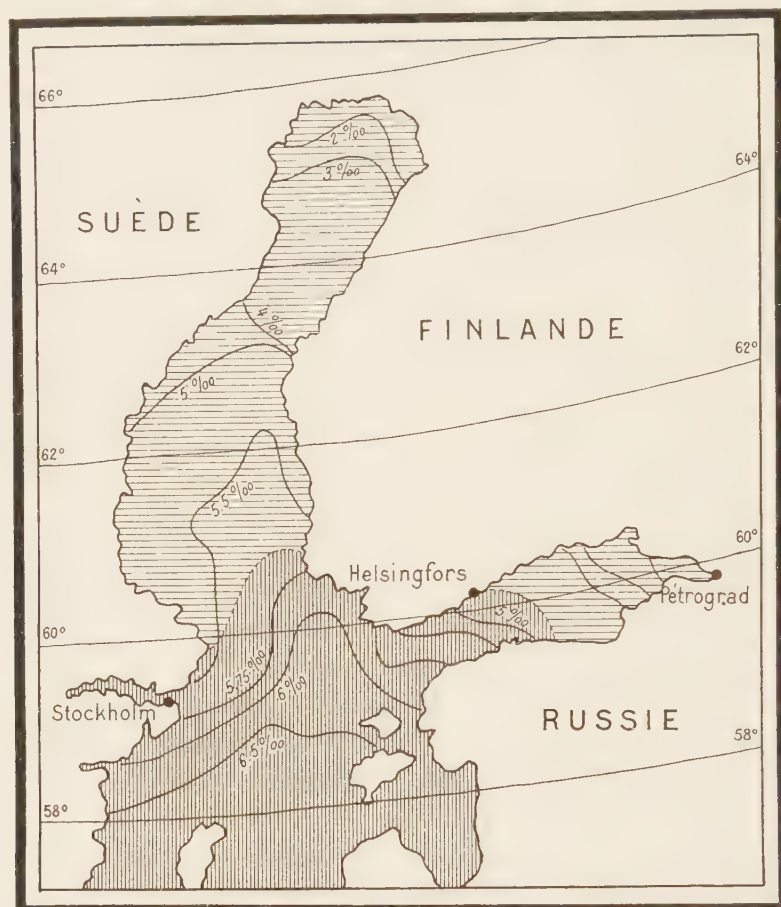


FIG. 34. — Répartition antinomique des genres *Pygosteus* et *Spinachia* dans la mer Baltique. — Les Épinochettes (*Pygosteus*) sont localisées dans les golfes de Botnie et de Finlande (hachures horizontales). Les Épinoches de mer (*Spinachia*) occupent au contraire le reste de la mer Baltique (hachures verticales) et ne dépassent guère vers le Nord les courbes isohalines de surface de 5 ‰ et 5.5 ‰.

Baltique et le Zuyderzée, des concentrations salines assez faibles allant jusqu'à 6 et 5 ‰. Leur résistance aux changements de salinité est seulement moins considérable que celle des autres Épinoches.

GENRES	SALINITÉS EXTRÊMES SUPPORTÉES
<i>Gasterosteus</i>	35 ‰ — 0 ‰
<i>Pygosteus</i>	
<i>Spinachia</i>	35 ‰ — 5 ‰

§ 10. **Phénomènes de la reproduction dans le genre *Spinachia*.** — La reproduction des Épinoches de mer se fait en avril-juin sur nos côtes. J'ignore si elle est plus tardive en Scandinavie. Il n'y a de même aucun renseignement, ou que des renseignements contradictoires, sur la proportion des sexes et le nombre des œufs.

Les nids des *Spinachia* sont toujours construits sur le littoral, dans la zone des marées, parmi les *Fucus* et les zostères. COUCH (1844) dit qu'ils sont fréquemment trouvés « in situations where the hang dry for several hours during the day ». Il sont *suspendus*, comme les nids des *Pygosteus*, et non posés sur le fond ni enfouis dans la vase comme ceux des *Gasterosteus*. Ils sont faits de morceaux d'algues agglomérés en une touffe qui peut avoir une dizaine de centimètres de diamètre, parfois davantage.

Le mâle, constructeur du nid, utilise une sécrétion visqueuse de ses reins. Celle-ci a fait l'objet de travaux importants de la part de PRINCE et de MÖBIUS (1885).

Si l'on dissèque un mâle et une femelle à l'époque de la reproduction, il est facile de constater les différences suivantes. La vessie du mâle atteint 20 mm. de diamètre au lieu de 3 mm. chez la femelle; les reins du mâle ont 5 à 6 mm. de largeur au lieu de 2 à 3 mm. chez la femelle. Autrement dit les reins et la vessie du mâle sont hypertrophiés. A l'intérieur des uretères et de la vessie se trouve, mêlée à l'urine, une substance blanchâtre et gluante. C'est un mucus dont les propriétés chimiques sont très voisines de celle de la mucine des escargots. L'action des acides et des bases montre qu'il s'agit d'une substance albuminoïde. Une fois sortie par l'orifice urinaire, elle s'étire en filaments soyeux et résistants dont le diamètre, d'après MÖBIUS, est de 1/10 de mm. Ce sont les fils au moyen desquels l'Épinoche « coud » les matériaux de son nid.

MÖBIUS a fait l'étude histologique des reins de l'Épinoche de mer. Ce qu'il en dit peut sans doute s'appliquer également aux reins des Épinoches et Épinochettes d'eau douce. La méthode qu'il emploie de préférence consiste à fixer à l'acide osmique et à colorer avec de l'hématoxyline. Sur une coupe, les cellules épithéliales des tubes urinifères montrent une altération profonde : le noyau est déformé et rejeté à la base des cellules, les cils vibratiles sont tombés, le protoplasme contient du mucus. Or celui-ci est tantôt incolore, tantôt coloré en bleu par l'hématoxyline, tantôt coloré en noir par l'acide osmique. MÖBIUS en déduit un processus de formation, tout hypothétique, sur lequel il me paraît inutile d'insister.

§ 11. **Cycle vital des Épinoches de mer.** — Un court mémoire de PETERSEN (1892) renseigne sur ce sujet. Ayant étudié les *Spinachia* pendant plusieurs années consécutives, l'auteur arrive à cette conclusion : « *Spinachia vulgaris* must be looked upon as an annual animal, i. e. the individuals live only one year ». Au mois de mai, les Épinoches adultes ont une longueur de 13 à 19 cm; elles s'approchent du littoral et nidifient parmi les zostères. La ponte et l'éclosion se produisent en mai-juin. Ensuite, dès le mois de juillet, les adultes disparaissent. Par contre les jeunes *Spinachia* atteignent une longueur de 3 à 8 cm en août, de 8 à 13 cm. en septembre, de 12 à 18 cm. en novembre « and have in spring the same size as the parents last year ». Leur croissance est donc très rapide.

En somme, l'Épinoche de mer (*Spinachia*) parcourt un cycle vital fort analogue à celui que j'ai mis en évidence pour l'Épinoche (*Gasterosteus*) des eaux douces et saumâtres. Il est fort probable que tous les Gastérostéidés se comportent de même. En ce sens, ils constituent une remarquable exception dans le monde ichthyologique, où l'existence individuelle se poursuit, en général, pendant plus d'une année.

§ 12. **Distribution géographique et bionomie du genre *Apeltes*.** — Les *Apeltes* sont les Épinoches de mer et d'eau saumâtre des États-Unis. Ils fréquentent la côte atlantique de l'Amérique du Nord, depuis le Nouveau-Brunswick jusqu'au New-Jersey, soit du 45° au 39° de latitude septentrionale. JORDAN (1888) étend, il est vrai, la limite supérieure jusqu'au Labrador, tandis que GOODE (1880) étend la limite inférieure jusqu'en Floride. Mais ces opinions, surtout la seconde, n'ont eu que peu d'adeptes parmi les ichthyologistes américains.

Voici les auteurs que j'ai consultés : CUVIER et VALENCIENNES (1829), STORER (1836, 1839), DEKAY (1842), AYRES (1842, 1843), STORER (1846), BAIRD (1854), PUTNAM (1855), STORER (1857), SAUVAGE (1874), GOODE et BEAN (1879), BEAN (1880), GOODE (1880), JORDAN et GILBERT (1882), EIGENMANN (1886), JORDAN (1888), JORDAN et EVERMANN (1896).

Dans leurs ouvrages, les Épinoches qui nous occupent sont rapportées à deux espèces : *Apeltes quadracus* et *A. millepunctatus*.

Un enseignement important se dégage de la comparaison des habitats des genres *Apeltes* et *Spinachia* (fig. 35). En Europe, les Épinoches de mer (*Spinachia*) se trouvent depuis le cap Nord (71°) jusqu'au golfe de Gascogne (45°). En Amérique, sur l'autre rive de l'océan Atlantique, les Épinoches de mer (*Apeltes*) se rencontrent depuis le cap Breton

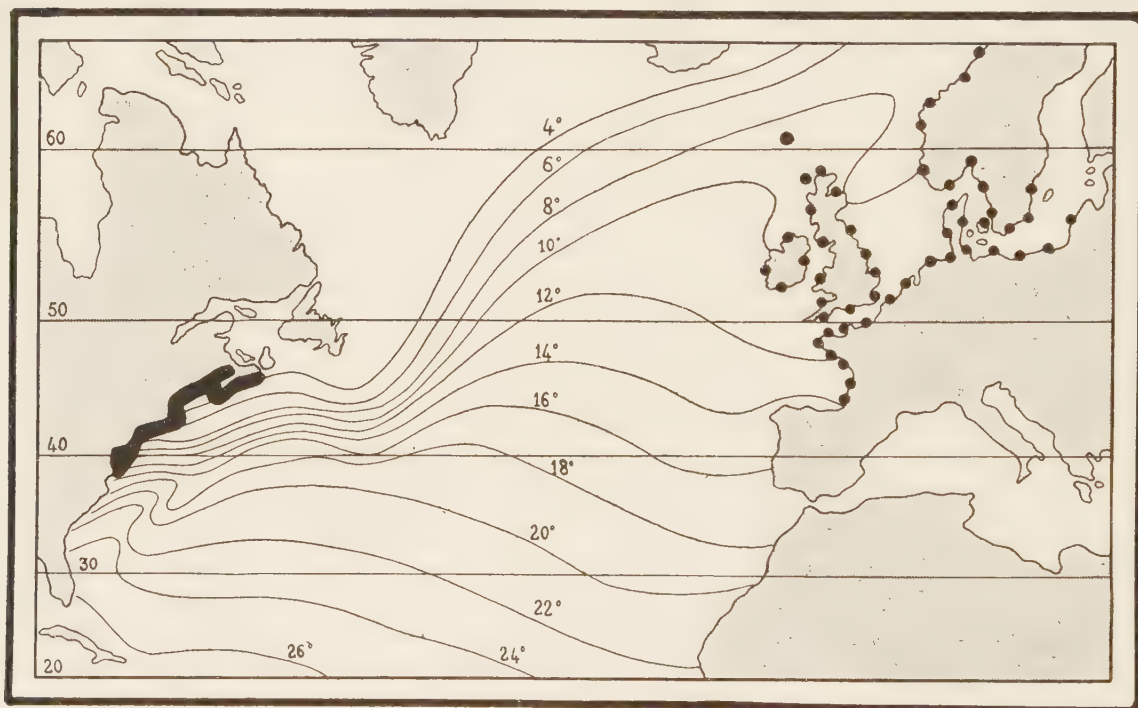


FIG. 35. — Carte des lignes isothermes hivernales de surface de l'Atlantique Nord. La bande noire représente l'habitat du genre *Apeltes*. Les points noirs désignent le genre *Spinachia*. On voit que les Épinoches de mer sont localisées entre les isothermes de 4° et de 14° C.

(45°) jusqu'au cap May (39°). Il n'y a donc pas correspondance de latitudes. Est-ce à dire que les deux genres de Poissons recherchent des conditions thermiques différentes? Nullement. En effet, si l'on consulte les cartes publiées par la *Deutsche Seewarte* (1882), on voit que les isothermes annuels de surface de l'océan Atlantique ne sont pas parallèles à l'équateur mais

fortement obliques du Nord-Est au Sud-Ouest. Ils sont relevés par le Gulf Stream (1) sur la côte européenne et abaissés par le courant froid du Labrador sur la côte américaine. L'isotherme de 4° part du cap Nord et aboutit au cap Breton; l'isotherme de 14° part du golfe de Gascogne et aboutit au cap May. Il en résulte que la distribution géographique des genres *Apeltes* et *Spinachia* obéit rigoureusement à la température. *De part et d'autre de l'océan Atlantique, les Epinoches de mer (Apeltes ou Spinachia) sont situées entre les isothermes de 4° et de 14° C.* C'est ce que montre la carte ci-jointe.

La bionomie du genre *Apeltes* ressemble beaucoup à celle des autres genres de la famille, en particulier à celle du genre *Spinachia*, autant qu'on puisse en juger par les travaux de RYDER (1881, 1885) et de KUNTZ et RADCLIFFE (1918). Ces auteurs ont eu en vue surtout le développement de l'appareil circulatoire et de la pigmentation. Cependant il ressort de leurs écrits que les *Apeltes* mâles construisent un nid dont ils agglutinent les matériaux avec une sécrétion visqueuse issue des reins. Ensuite ils prennent soin des œufs et des jeunes.

§ 13. **Considérations générales sur la distribution géographique et la bionomie des Gastérostéidés.** — Les cinq genres de la famille ont des habitats très inégalement étendus et très inégalement variés. C'est ainsi qu'on peut les classer dans l'ordre suivant :

1° *Gasterosteus*. — Eaux douces, saumâtres et marines de 4 continents (Europe, Asie, Afrique, Amérique). Limite méridionale : 35° N.;

2° *Pygosteus*. — Eaux douces, saumâtres et marines de 3 continents (Europe, Asie, Amérique). Limite méridionale : 45° N.;

3° *Eucalia*. — Eaux douces de l'Amérique du Nord. Limite méridionale : 39° N.;

4° *Apeltes* et *Spinachia*. — Eaux marines des deux rives de l'océan Atlantique, entre le 71° et le 39° de latitude septentrionale.

On peut donc s'attendre à ce que leur variabilité sous l'action du milieu soit aussi très inégale. Plus un habitat est étendu et varié, plus les êtres vivants s'y modifient. Or on peut se faire une idée approximative du degré de variabilité d'un genre en comptant les espèces, sous-espèces et variétés qui en ont été décrites. Voici les résultats de ce dénombrement en ce qui concerne les Gastérostéidés :

<i>Gasterosteus</i>	42 espèces et variétés		
<i>Pygosteus</i>	20	—	—
<i>Eucalia</i>	5	—	—
<i>Apeltes</i>	3	—	—
<i>Spinachia</i>	1	—	—

Ces chiffres concordent exactement avec les prévisions.

Je vais consacrer maintenant la deuxième partie de ce travail à l'étude biométrique de la variabilité dans les deux genres les plus variables : *Gasterosteus* et *Pygosteus*.

(1) Ou, ce qui revient au même, par les transgressions chaudes estivales de LE DANOIS (*Ann. Inst. Océanogr.*, Paris, 1924.)

DEUXIÈME PARTIE

RECHERCHES BIOMÉTRIQUES

CHAPITRE IV

Variabilité des Épinoches Exposé sommaire de la méthode biométrique

§ 1. Énumération des caractères employés pour la distinction des espèces.

— Les auteurs qui, depuis LINNÉ, se sont occupés de la distinction des espèces d'Épinoches, ont utilisé les caractères suivants : taille ou longueur du corps, hauteur du tronc, hauteur et longueur de la tête, diamètre orbitaire, distance préorbitaire ou longueur du museau, distance postorbitaire, distance interorbitaire, longueur des épines, longueur et hauteur des nageoires, dimensions des parties du bassin (bouclier ventral et branches montantes), largeur des plaques dorsales, etc. Tous ces caractères n'ont évidemment d'intérêt que rapportés les uns aux autres et exprimés, par exemple, en % de la longueur du corps. Il faut leur adjoindre les caractères très importants tirés du nombre des vertèbres, du nombre des plaques latérales osseuses, du nombre des épines et de celui des rayons aux nageoires. Enfin ont été utilisés, outre la coloration des parties du corps, plusieurs détails de leur forme, tels que le profil du dos et du ventre, les dentelures des épines, les striations et les granulations des os superficiels, etc.

§ 2. **Valeur des caractères spécifiques.** — Les caractères précédents sont loin d'avoir tous une égale valeur. Ils sont en effet de quatre sortes : 1^o caractères numériques (Ex. : nombre des vertèbres); 2^o caractères métriques ou mesurables (Ex. : longueur du corps); 3^o caractères morphologiques (Ex. : dentelures des épines); 4^o caractères chromatiques.

Les premiers peuvent être évalués avec précision et ne comportent, en général, aucune ambiguïté. Les seconds, au contraire, ont une valeur approximative. C'est ainsi qu'on mesure une longueur à 1/2 millimètre ou à 1/4 de millimètre près. D'autre part les naturalistes descripteurs ne définissent pas toujours avec suffisamment de soin les termes qu'ils emploient. On ne sait, par exemple, s'ils traitent de la longueur totale d'un poisson ou de sa longueur jusqu'à la racine de la nageoire caudale; ni s'ils ont en vue, lorsqu'ils parlent de distance préorbitaire, celle qui sépare l'extrémité du museau du bord antérieur de l'œil ou du centre de la pupille.

A plus forte raison les auteurs restent-ils dans le vague quand ils emploient des caractères morphologiques ou chromatiques. L'imprécision de ces caractères est telle qu'ils ne devraient être employés qu'au pis aller. Or, d'excellents ichthyologistes comme FATIO (1882) se laissent entraîner à rédiger des diagnoses de cette sorte : « Corps fusiforme, médiocrement allongé et sensiblement comprimé. Tête plutôt grande, subtriangulaire et notablement pincée latéralement... Épines assez longues et remarquablement effilées, garnies sur leur bords de dentelures fortes et assez espacées... Coloration jaune verdâtre ou bleuâtre plus ou moins pointillée de noir. »

En plus de l'imprécision tenant aux naturalistes et consistant en un défaut de langage, il en est une seconde, beaucoup plus importante, qui relève de la nature des choses. Les diagnoses spécifiques sont établies d'ordinaire sur un petit nombre de spécimens, voir sur un seul, qui est soit un mâle, soit une femelle. On se croit permis d'inférer de ce qui existe chez cet unique exemplaire choisi pour *type* à ce qui doit être la règle pour toute l'espèce à laquelle il appartient. On généralise hâtivement et presque inconsciemment, sans avoir l'air de se douter que le *type* choisi peut être un individu aberrant et s'éloigne presque toujours du *type moyen* de l'espèce.

C'est qu'en effet les caractères des êtres vivants ne sont point fixes mais variables. La stabilité absolue n'existe pas. Sans parler des variations fortes ou *mutations* qui réalisent des monstruosité, il est des variations faibles, moins sensibles à l'œil, qui consistent en écarts de part et d'autre d'une valeur moyenne. Par exemple, si le nombre des plaques latérales cutanées, dans une espèce d'Épinoches, est 5, il existe cependant des individus à 4 et d'autres à 6 plaques, des individus à 3 et d'autres à 7 plaques. On dirait d'un pendule qui oscille à droite et à gauche de sa position d'équilibre ou d'une vague qui avance et recule. De là viennent les noms de variations oscillantes, variations fluctuantes et *fluctuations* qui ont été donnés à ce phénomène.

La préoccupation immédiate du naturaliste doit être de distinguer les caractères fluctuants de ceux qui ne le sont pas et d'étudier la fluctuation par une méthode appropriée. Cette méthode, dont on trouvera un exposé sommaire dans les paragraphes ultérieurs, est la *méthode statistique* ou *biométrique*.

Elle conduit à définir pour chaque espèce — ou pour chaque race ou variété — une valeur moyenne des différents caractères, ainsi qu'un indice de leur variabilité. De cette manière se trouvent pratiquement éliminées les variations individuelles. Les individualités s'effacent en présence d'un *type idéal moyen* résultant d'une application rationnelle de la méthode des grands nombres.

Les variations fluctuantes ne sont pas les seules que présentent les Épinoches. Je montrerai qu'il existe aussi des différences tenant à l'âge des individus ou aux saisons (*variations chronologiques*), au sexe (*variations sexuelles*) et à l'habitat (*variations géographiques*). On n'en a pas assez tenu compte jusqu'ici. Or, négliger des variations de cette nature est non seulement d'une extrême imprudence; c'est en outre se priver du moyen de projeter la lumière sur plusieurs questions encore obscures, telles que le dimorphisme sexuel, l'adaptation au milieu, le cycle vital, les affinités des diverses espèces et des genres qui composent la famille des Gastérostéidés.

§ 3. **Fluctuations et calcul des probabilités.** — Ce paragraphe et les suivants seront consacrés à un exposé sommaire de la méthode biométrique. Il n'existe pas de traité élémentaire et de langue française sur cette méthode qui relève à la fois des mathématiques

et des sciences naturelles. J'espère donc rendre service aux naturalistes désireux de poursuivre des recherches biométriques, en leur évitant la lecture difficile des gros ouvrages ou des notes éparses de PEARSON, de DAVENPORT, de DUNCKER, de JOHANNSEN, etc. Aucun des caractères qui permettent de définir les êtres vivants n'est rigoureusement fixe. Les uns varient accidentellement et brusquement; leurs variations portent alors le nom plus spécial de *mutations* et engendrent des monstruosités ou de nouvelles espèces. Les autres, au contraire, varient progressivement et d'une manière continue. On réserve le nom de *fluctuations*, comme je l'ai déjà dit, à ces variations qui se produisent tantôt dans un sens et tantôt dans l'autre par rapport à une valeur moyenne et qui ressemblent, par suite, aux oscillations d'un pendule.

Tout phénomène a une cause. Donc les fluctuations en ont une. Or elles se manifestent même entre individus du même sexe et du même âge d'un groupement local. Elles ne dépendent donc ni du sexe, ni de l'âge, ni de l'habitat. Il faut en conclure qu'elles relèvent d'autres causes que nous ne connaissons pas dans tous leurs détails : influence de la nourriture, de la lumière, de la chaleur, etc. La structure de l'œuf d'où provient chaque individu est aussi une cause de variabilité. Ce sont toutes ces petites causes réunies qui déterminent, par leur ensemble, les variations fluctuantes.

Ce qu'on appelle le hasard n'est qu'un ensemble de causes minimales et indiscernables. En ce sens on peut dire que les fluctuations obéissent au hasard. C'est pour cela qu'elles relèvent du calcul des probabilités et que leur étude exige des centaines ou des milliers d'individus. Comme le dit en excellents termes BOREL (1914), dans son livre sur *Le Hasard*, « chaque observation individuelle est, en réalité, dépourvue d'intérêt; c'est un fait, mais ce n'est point un fait scientifique, de savoir que la taille d'un individu est de 1 m. 75; ce qui est intéressant, c'est de savoir, sur 100.000 individus, combien il y en a dont la taille est de 1 m. 75 ».

§ 4. **Valeurs. Fréquences. Valeur moyenne. Mode.** — Considérons 50 Épinoches du même sexe et du même âge, capturées d'un seul coup de filet dans une bande de ces poissons, en un lieu déterminé que j'appellerai Station A. Ces Épinoches sont aussi proches parentes que possible. Elles proviennent peut-être de la même ponte. Cependant elles diffèrent plus ou moins les unes des autres. Afin de préciser ma pensée, je choisis un caractère numérique, tel que le nombre des plaques osseuses sur le flanc gauche de l'animal, et je l'apprécie très exactement pour chacune des 50 Épinoches. J'obtiens ainsi les nombres suivants : 4, 5, 5, 6, 7, 6, 6, 6, 5, 7, 7, 6, 6, 5, 6, 7, 7, 8, 8, 7, 6, 6, 5, 7, 7, 7, 6, 6, 7, 6, 7, 7, 6, 6, 7, 6, 6, 6, 6, 7, 6, 6, 7, 6, 7, 6, 6, 6, 6. Il y a donc 1 Épinuche à 4 plaques, 5 à 5 plaques, 25 à 6 plaques, 17 à 7 plaques et 2 à 8 plaques. Je puis écrire ces résultats sur deux lignes :

Valeurs	4	5	6	7	8
Fréquences	1	5	25	17	2

Les chiffres de la première ligne, représentant les nombres de plaques, sont les *valeurs* du caractère considéré. Ceux de la seconde ligne sont les *fréquences*, c'est-à-dire les nombres d'Épinoches possédant les valeurs correspondantes du caractère.

La somme des fréquences est égale au nombre total des Épinoches : $1 + 5 + 25 + 17 + 2 = 50$.

Les *limites de la variation* sont 4 (limite inférieure) et 8 (limite supérieure). L'*étendue de la variation* est la différence $8 - 4 = 4$ entre les deux limites.

On appelle *mode* la valeur 6 qui est la plus fréquente.

On appelle *valeur moyenne* la moyenne arithmétique de toutes les valeurs particulières. Il faudrait, pour l'obtenir, additionner les 50 nombres donnés ci-dessus et diviser leur total

par 50. Il est plus rapide de faire la somme des produits partiels $(4 \times 1) + (5 \times 5) + (6 \times 25) + (7 \times 17) + (8 \times 2)$ et de diviser par 50. On obtient ainsi le nombre décimal 6.28 qui est la valeur moyenne du caractère. Ce nombre de plaques n'a évidemment aucune existence réelle, mais c'est la valeur autour de laquelle oscille le caractère envisagé.

Dans un but de généralisation, il faut maintenant remplacer les chiffres par des lettres qui pourront ainsi s'appliquer à tous les cas et conduiront peu à peu aux diverses formules biométriques.

Je désigne les *valeurs* par la lettre v et les *fréquences* par p .

Le nombre total des Épinoches étudiées est égal à la somme des fréquences :

$$1) \quad n = \sum p$$

La *valeur moyenne*, c'est-à-dire la moyenne arithmétique des valeurs particulières, se calcule, d'après ce que j'ai dit précédemment, par la formule :

$$2) \quad m = \frac{\sum pv}{n}$$

Le *mode* sera désigné par la lettre grecque μ (1).

§ 5. **Écarts à partir de la valeur moyenne et du mode.** — Je reviens à l'exemple de mes Épinoches de la Station A. La valeur moyenne du caractère « nombre de plaques » est 6.28. On peut donc considérer les valeurs réelles 4, 5, 6, 7 et 8 comme plus ou moins éloignées de cette moyenne et exprimer leurs écarts respectifs par les différences :

$$\begin{aligned} 4 - 6.28 &= - 2.28 \\ 5 - 6.28 &= - 1.28 \\ 6 - 6.28 &= - 0.28 \\ 7 - 6.28 &= + 0.72 \\ 8 - 6.28 &= + 1.72 \end{aligned}$$

Les nombres algébriques obtenus sont appelés écarts à partir de la moyenne ou, en abrégé, *écarts de la moyenne*.

L'écart d'une valeur à partir de la moyenne est donc la différence algébrique entre cette valeur et la valeur moyenne :

$$3) \quad x = v - m$$

On peut définir de la même façon l'écart d'une valeur par rapport au mode, ou *écart du mode*. C'est la différence algébrique entre cette valeur et le mode :

$$4) \quad a = v - \mu$$

Tandis que x (écart de la moyenne) est généralement un nombre décimal, a (écart du mode) est toujours un nombre entier.

Dans l'exemple choisi, les écarts par rapport au mode sont :

$$\begin{aligned} 4 - 6 &= - 2 & 7 - 6 &= + 1 \\ 5 - 6 &= - 1 & 8 - 6 &= + 2 \\ 6 - 6 &= 0 \end{aligned}$$

(1) La moyenne, que je désigne ici par la lettre m , est représentée en langue anglaise par a , initiale du mot *average*. Il en résulte que J. SCHMIDT, par exemple, désigne par a tout à la fois la moyenne et l'écart par rapport à la moyenne (voir plus loin), ce qui crée une confusion regrettable. Suivant les auteurs, la lettre m ou M désigne tantôt le mode et tantôt la valeur moyenne.

§ 6. **Représentation graphique. Polygone de variation.** — Considérant toujours mes 50 Épinoches de la Station A, je peux résumer, dans le Tableau ci-dessous, les résultats acquis précédemment :

Valeurs.....	4	5	6	7	8
Écarts de la moyenne.....	— 2.28	— 1.28	— 0.28	+ 0.72	+ 1.72
Écarts du mode.....	— 2	— 1	0	+ 1	+ 2
Fréquences.....	1	5	25	17	2

Je trace maintenant deux axes de coordonnées rectangulaires (fig. 36), puis je porte en abscisses les valeurs et en ordonnées les fréquences. En joignant les points obtenus par une ligne brisée, je réalise, avec l'axe des abscisses, un *polygone de variation*. Le mode est l'abscisse du sommet S. Quant à la valeur moyenne (6.28), c'est l'abscisse du centre de gravité G du polygone.

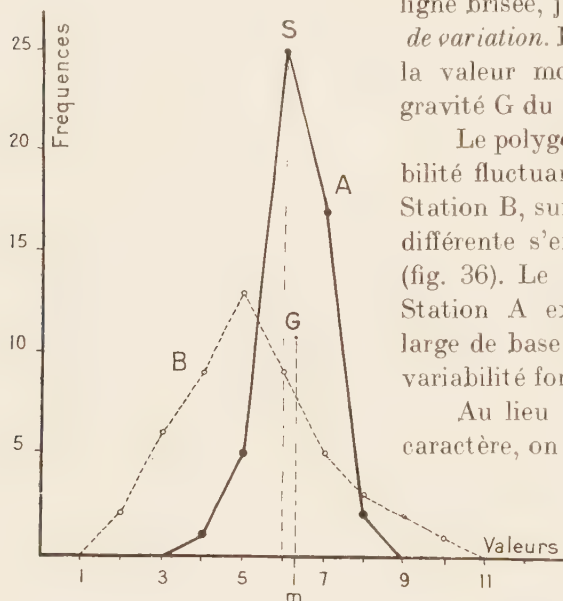


FIG. 36. — *Polygones de variation.* — A, polygone étroit et élevé correspondant à une variabilité faible; B, polygone large et surbaissé indiquant une variabilité forte; S, sommet du polygone, dont l'abscisse est le mode; G, centre de gravité, dont l'abscisse est la valeur moyenne (m).

Le polygone de variation est l'image exacte de la variabilité fluctuante. Ainsi nous aurions pu obtenir dans une Station B, sur le même nombre d'Épinoches, une variation différente s'exprimant par le polygone tracé en pointillé (fig. 36). Le polygone étroit de base et très élevé de la Station A exprime une variabilité faible. Le polygone large de base et surbaissé de la Station B représente une variabilité forte.

Au lieu de prendre comme abscisses les valeurs du caractère, on peut se servir des écarts de la moyenne. Cela revient à changer d'axe vertical et à prendre comme nouvel axe la verticale du centre de gravité G.

On voit alors qu'en général le polygone de variation n'est pas rigoureusement symétrique par rapport au nouvel axe. Cela indique que le nombre des Épinoches observées n'a pas été suffisant ou qu'un facteur quelconque trouble leur variabilité fluctuante. Elles ne doivent pas

appartenir à une race pure. En effet, diverses considérations théoriques et l'observation des lignées pures pédigrées obtenues par les éleveurs montrent que, dans le cas d'une popula-

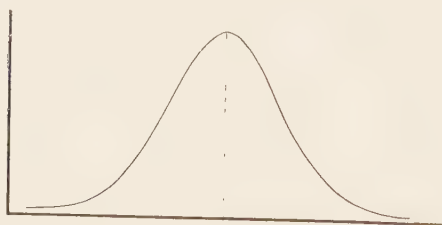


FIG. 37. — *Courbe en cloche.*

tion de pureté irréprochable, le polygone de variation est absolument symétrique et peut être inscrit dans la courbe connue des mathématiciens sous le nom de courbe en cloche (fig. 37).

Si, au lieu de considérer un caractère numérique et discontinu comme un nombre de plaques, on étudiait un caractère à variation continue, comme la taille, qui peut avoir toutes les valeurs, à *dx* près, entre les extrêmes, il faudrait dire que, pour une race idéalement pure, le polygone de variation *coïncide* avec une courbe en cloche.

§ 7. **Écart moyen. Indice de variabilité** (σ). — Plus les écarts de la moyenne sont faibles, moins les Épinoches considérées sont variables. Les écarts renseignent par conséquent sur la variabilité. Il serait donc utile de calculer un *écart moyen*, comme nous avons obtenu déjà une valeur moyenne, du caractère « nombre de plaques ».

La première idée qui vient à l'esprit est d'additionner tous les écarts des valeurs particulières et de diviser la somme obtenue par le nombre d'Épinoches, ou, ce qui revient au même, de faire l'addition $(-2.28 \times 1) + (-1.28 \times 5) + (-0.28 \times 25) + (+0.72 \times 17) + (+1.72 \times 2)$ et de diviser ensuite par 50.

Mais on voit que le résultat de ces opérations est 0. Cela tient à ce que les écarts positifs et les écarts négatifs s'annulent. Autrement dit :

$$5) \quad \sum px = 0$$

Il faut utiliser un subterfuge. Je vais calculer la moyenne arithmétique, non plus des écarts eux-mêmes, mais de leurs carrés, puis extraire la racine carrée du résultat. Le nombre obtenu est appelé *indice de variabilité* et représenté par la lettre σ , initiale de l'expression anglaise *standard deviation*.

$$6) \quad \sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum px^2}{n}}$$

Les calculs sont les suivants :

ν	p	x	x^2	px^2
4	1	— 2.28	5.1184	5.1184
5	5	— 1.28	1.6384	8.1920
6	25	— 0.28	0.0784	1.9600
7	17	+ 0.72	0.5184	8.8128
8	2	+ 1.72	2.9584	5.9168

$$\sum px^2 = 30.$$

$$\frac{\sum px^2}{n} = \frac{30}{50} = 0.60.$$

$$\sigma = \pm \sqrt{0.60} = \pm 0.775.$$

Ces calculs sont pénibles à cause des décimales. Ils seraient beaucoup plus simples si l'on substituait, à l'écart moyen défini ci-dessus, l'écart moyen *par rapport au mode*, c'est-à-dire :

$$7) \quad s = \pm \sqrt{\frac{\sum pa^2}{n}}$$

Les calculs seraient alors :

ν	p	a	a^2	pa^2
4	1	— 2	4	4
5	5	— 1	1	5
6	25	0	0	0
7	17	+ 1	1	17
8	2	+ 2	4	8

$$\sum pa^2 = 34.$$

$$\frac{\sum pa^2}{n} = \frac{34}{50} = 0.68.$$

$$s = \pm \sqrt{0.68} = \pm 0.825.$$

On voit que s est plus grand que σ . On pourrait démontrer qu'il en est toujours ainsi. La

somme des carrés des écarts à partir de la moyenne est plus petite que la somme des carrés des écarts à partir de n'importe quelle autre valeur.

σ est donc le meilleur indice de variabilité. C'est pour cela que, partant de s , plus facile à calculer, nous devons revenir à σ par une formule de transformation.

De la formule (3) je tire $\nu = x + m$. Cette valeur, substituée à ν dans la formule (4) conduit à $a = x + m - \mu$. La différence $m - \mu$ entre la moyenne et le mode est une constante du polygone de variation. Je pose :

$$8) \quad b = m - \mu$$

Il en résulte que $a = x + b$.

$$pa^2 = p(x + b)^2 = p(x^2 + 2bx + b^2)$$

$$\Sigma pa^2 = \Sigma px^2 + 2b \Sigma px + b^2 \Sigma p$$

$$\frac{\Sigma pa^2}{n} = \frac{\Sigma px^2}{n} + 2b \frac{\Sigma px}{n} + b^2 \frac{\Sigma p}{n}$$

Mais $\Sigma px = 0$ d'après la formule (5) et $\Sigma p = n$ d'après la formule (1). Donc

$$\frac{\Sigma pa^2}{n} = \frac{\Sigma px^2}{n} + b^2$$

D'où

$$\frac{\Sigma px^2}{n} = \frac{\Sigma pa^2}{n} - b^2$$

L'indice de variabilité σ a donc pour valeur

$$9) \quad \sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma pa^2}{n} - b^2}$$

La constante b est la différence $m - \mu$ entre la moyenne et le mode. Je vais démontrer qu'elle est aussi égale à $\frac{\Sigma pa}{n}$.

Dans la formule (2) je remplace ν par sa valeur $\nu = a + \mu$ extraite de la formule (4). J'obtiens ainsi :

$$m = \frac{\Sigma p(a + \mu)}{n} = \frac{\Sigma pa}{n} + \mu \frac{\Sigma p}{n}$$

Or $\Sigma p = n$. Donc $m = \frac{\Sigma pa}{n} + \mu$ et $m - \mu = \frac{\Sigma pa}{n}$. D'où les deux formules

$$10) \quad b = \frac{\Sigma pa}{n}$$

$$11) \quad m = b + \mu$$

Parmi toutes les formules citées jusqu'ici, les seules à retenir pour les recherches biométriques sont les suivantes :

$$\begin{aligned} b &= \frac{\Sigma pa}{n} \\ m &= b + \mu \\ \sigma &= \pm \sqrt{\frac{\Sigma pa^2}{n} - b^2} \end{aligned}$$

Voici maintenant la manière la plus rapide de les employer et de calculer par suite m (valeur moyenne) et σ (indice de variabilité).

ν	p	a	pa	a^2	pa^2
4	1	— 2	— 2	4	4
5	5	— 1	— 5	1	5
6	25	0	0	0	0
7	17	+ 1	+ 17	1	17
8	2	+ 2	+ 4	4	8
$n = 50$		$\Sigma pa = + 14$		$\Sigma pa^2 = 34$	

$$b = \frac{\Sigma pa}{n} = + \frac{14}{50} = + 0.28$$

$$m = b + \mu = + 0.28 + 6 = 6.28$$

$$b^2 = (0.28)^2 = 0.0784$$

$$\frac{\Sigma pa^2}{n} = \frac{34}{50} = 0.68$$

$$\sigma = \pm \sqrt{0.6800 - 0.0784} = \pm 0.775$$

Les carrés et les racines carrées s'effectuent rapidement au moyen de tables spéciales (1) ou d'une règle à calcul.

§ 8. **Introduction en biométrie de la notion de probabilité.** — La valeur moyenne (m) et l'indice de variabilité (σ) ne font que traduire en langage mathématique les fluctuations du matériel *observé*. Ils ne dépassent pas les données *empiriques* et ne peuvent conduire à des conclusions générales. Autrement dit, au point où nous en sommes, l'étude de n Épinoches ne permet pas d'inférer ce qui se passerait pour une autre quantité n' d'Épinoches de la même population ni, *a fortiori*, pour la population tout entière.

C'est alors qu'interviennent les notions suivantes :

1^o *Courbe en cloche.* — On se souvient de cette courbe (fig. 37). J'ai dit qu'on peut la considérer comme le polygone de variation limite d'une population ou d'une race idéalement pure (lignée pure pédigrée des éleveurs) dont on étudierait un nombre toujours plus considérable de spécimens.

En géométrie analytique, la courbe en cloche a pour équation

$$12) \quad y = e^{-kx^2}$$

que l'on remplace d'ordinaire, dans le calcul des probabilités, par

$$13) \quad y = \frac{k}{\sqrt{\pi}} e^{-k^2x^2}$$

Dans cette formule, k est une constante; e est la base des logarithmes népériens, soit 2.71828;

2^o *Écarts de la moyenne et erreurs de mesure.* — Il y a analogie étroite entre les écarts de la moyenne que présentent les individus d'un groupement homogène (race pure) et les erreurs de mesure que l'on commet en physique par suite de l'imprécision des instruments employés. Le type moyen est une sorte de modèle que se propose la nature et qu'elle s'efforce

(1) Par exemple la *Table des carrés, cubes, racines carrées et cubiques des nombres entiers de 1 à 10.000*, par CLAESSENS. Paris, Gauthier-Villars, 1920.

de reproduire à chacune des ses réalisations. L'observation montre qu'elle n'y arrive jamais complètement et fait, à chaque essai, une erreur plus ou moins grande. Ce qui est vrai des erreurs de mesure peut donc s'appliquer également aux écarts de la moyenne;

3^e *Loi des écarts ou de Gauss.* — Supposons que l'on cherche à mesurer une quantité, par exemple une longueur, dont la vraie valeur est l . Si la mesure effectuée donne l' , on a commis une erreur $x = l' - l$. La loi de Gauss consiste en ce que la probabilité pour que cette erreur soit comprise entre x et $x + dx$ est égale à

$$14) \quad \Pi = \frac{k}{\sqrt{\pi}} e^{-k^2 x^2} dx$$

On comprend que cette formule dérive de la formule 13, c'est-à-dire d'une interprétation de la courbe en cloche. Elle est également vérifiée par l'expérience. On est en droit de l'appliquer, non seulement aux erreurs de mesure, mais aussi aux écarts de la moyenne.

Tels sont les principes qui servent de point de départ aux formules que j'aurai l'occasion de signaler et d'employer dans les paragraphes suivants.

§ 9. **Courbe de fréquence théorique correspondant à un polygone de variation donné.** — Un polygone de variation que l'on a obtenu par l'étude de n individus est toujours plus ou moins irrégulier et dissymétrique. Cela tient à l'existence de spécimens aberrants, véritables monstres, qui troublent l'homogénéité de la race. Voici comme exemple (fig. 57) le polygone de variation (en trait plein) correspondant aux plaques latérales de 240 flancs d'Épinoches de Marcoing (Stat. 11). On voit que ce polygone possède une sorte de queue formée par six flancs qui ont beaucoup plus de plaques que les autres (flancs à 9, 10 et 11 plaques).

Il peut être utile de savoir calculer une *courbe de fréquence théorique* correspondant à ce polygone de variation. Les biométriciens ont été conduits, en partant de l'équation 13, à donner à cette courbe de fréquence la formule

$$15) \quad y = \frac{n}{\sigma \sqrt{2\pi}} \times e^{-\frac{x^2}{2\sigma^2}}$$

Comment utiliser pratiquement cette formule?

Dans l'exemple choisi, les valeurs et les fréquences sont :

v	3	4	5	6	7	8	9	10	11
p	3	46	79	74	29	3	3	2	1

Le nombre des cas (nombre de flancs) est $n = 240$.

La moyenne des plaques est $m = 5.49$.

L'indice de variabilité est $\sigma = + 1.21$.

En changeant d'axe vertical et prenant comme nouvel axe celui qui passe par la valeur moyenne (m), les abscisses des divers points du polygone de variation cessent d'être v pour devenir $x = v - m$.

v	3	4	5	6	7	8	9	10	11
x	- 2.49	- 1.49	- 0.49	+ 0.51	+ 1.51	+ 2.51	+ 3.51	+ 4.51	+ 5.51

Il s'agit de calculer les ordonnées correspondantes (y) de la courbe théorique.

Pour $x = 0$, la formule 15 donne

$$16) \quad y_0 = \frac{n}{\sigma \sqrt{2\pi}}$$

Pour une valeur quelconque de x , la valeur de y est donc

$$17) \quad y = y_0 \times e^{-\frac{x^2}{2\sigma^2}}$$

Or des Tables toutes faites (1) donnent $e^{-\frac{x^2}{2\sigma^2}}$ ou, ce qui revient au même, $\frac{y}{y_0}$, lorsque l'on connaît $\frac{x}{\sigma}$ dans chaque cas.

Les calculs s'établissent de la manière suivante qui m'a paru la plus commode.

$$\begin{aligned} n &= 240 \\ m &= 5.49 \\ \sigma &= \pm 1.21 \\ y_0 &= \frac{n}{\sigma \sqrt{2\pi}} = \frac{240}{1.21} \times 0.3989 = 79.12 \end{aligned}$$

v	p	x	$\frac{x}{\sigma}$	$\frac{n}{y_0}$	y
3	3	— 2.49	2.05	0.12230	9.68
4	46	— 1.49	1.23	0.46933	37.13
5	79	— 0.49	0.40	0.92312	71.24
6	74	+ 0.51	0.42	0.91558	72.44
7	29	+ 1.51	1.25	0.45783	36.22
8	3	+ 2.51	2.07	0.11737	9.29
9	3	+ 3.51	2.90	0.01492	1.18
10	2	+ 4.51	3.72	0.00000	0.00
11	1	+ 7.551	4.55	0.00000	0.00

Les ordonnées x et y permettent de construire (fig. 57) la courbe de fréquence théorique (en trait pointillé).

§ 10. — **Fluctuation probable de la moyenne (Fl.).** — Partant de la formule 14, les biométriciens ont défini un nouvel indice qu'ils appellent *fluctuation probable de la moyenne* et représentent par les initiales *Fl*. Sa valeur est donnée par la formule :

$$Fl = \pm \frac{\sigma}{\sqrt{n}} < 3.37245$$

La signification de cette valeur est la suivante. Si l'on a étudié n individus et obtenu les valeurs caractéristiques m , σ et Fl , on est certain que, par exemple, dans 999 cas sur 1.000 la moyenne m' d'une nouvelle quantité d'exemplaires sera comprise entre les limites

$$m - Fl \quad \text{et} \quad m + Fl$$

Fl est donc une valeur très importante qui doit toujours accompagner la moyenne : m tout seul est une valeur empirique ; $m \pm Fl$ est une valeur de probabilité.

(1) Par exemple la Table III (p. 118) de DAVENPORT, *Statistical Methods with special reference to biological variation*. New-York et Londres, 1904, éd. 2.

Une bonne méthode graphique consiste à représenter la fluctuation d'un caractère par un triangle (fig. 39) dont la base est proportionnelle à l'intervalle compris entre $m - Fl$ et $m + Fl$, soit à $2 Fl$; et la hauteur est proportionnelle à n (nombre de cas observés).

La formule ci-dessus montre que la fluctuation est en raison inverse de n . Il est facile de montrer sur un exemple que Fl décroît à mesure que n augmente. Dans une population d'Épinoches (Stat. 40), j'ai compté les plaques latérales de 200, 400, 600, 800 individus. Voici les valeurs correspondantes de m et de Fl .

Nombre d'épinoches	$m \pm Fl$
200	5.05 ± 0.19
400	5.06 ± 0.13
600	5.03 ± 0.10
800	5.04 ± 0.09

Les triangles représentatifs (fig. 38) deviennent de plus en plus étroits de base et de plus en plus hauts. Tout se passe comme si le premier triangle s'étirait en diminuant de largeur.

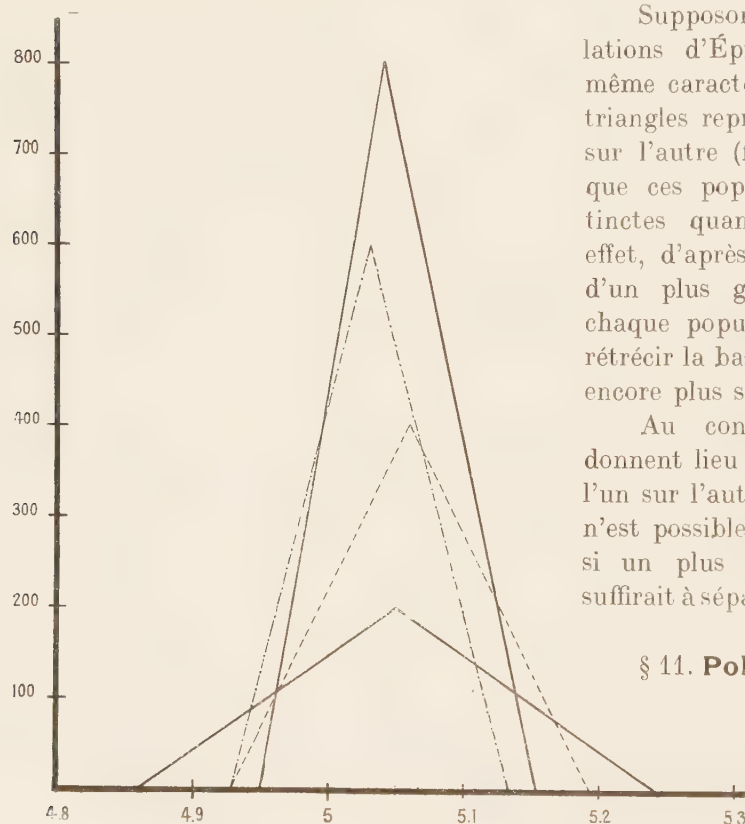


FIG. 38. — Triangles représentatifs des fluctuations du nombre des plaques latérales chez 200, 400, 600 et 800 flancs d'Épinoches du Teich (Stat. 40). Les triangles successifs sont de plus en plus étroits et élevés.

Supposons maintenant que deux populations d'Épinoches aient fourni, pour le même caractère « nombre de plaques », des triangles représentatifs n'empiétant par l'un sur l'autre (fig. 40). On peut en conclure que ces populations sont absolument distinctes quant au caractère considéré. En effet, d'après ce qui précède, l'observation d'un plus grand nombre d'individus de chaque population aurait pour résultat de rétrécir la base des triangles et de les rendre encore plus séparés.

Au contraire, si deux populations donnent lieu à des triangles qui empiètent l'un sur l'autre (fig. 41), aucune conclusion n'est possible. Nous ne savons pas, en effet, si un plus grand nombre d'observations suffirait à séparer les triangles l'un de l'autre.

§ 11. Polygones de variation à plusieurs sommets. —

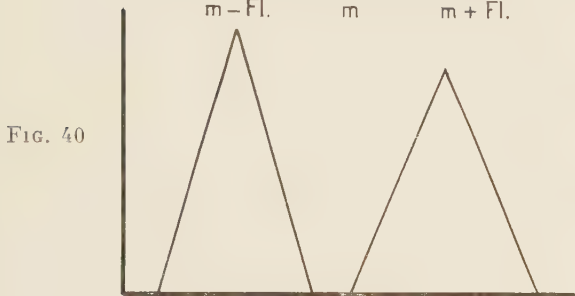
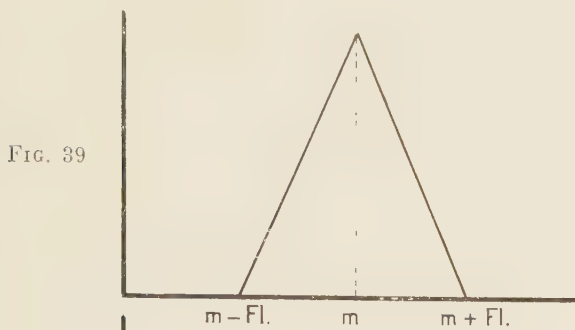
Je n'ai envisagé jusqu'ici que les polygones de variation simples, à un seul sommet, ou, ce qui revient au même, à un seul mode.

Or, à ces *polygones unimodaux*, s'opposent les

polygones plurimodaux, tels que ceux qui sont représentés dans les figures 23 (p. 50) et 59 à 62.

Comment interpréter ces polygones?

Cela dépend des cas. Il n'y a pas une explication mais plusieurs possibles. Voici quelques exemples classiques.



Triangles représentatifs des fluctuations d'un caractère. Voir l'explication dans le texte. — m , valeur moyenne; Fl , fluctuation probable de la moyenne.

1^o Exemple de BATESON. — Cet auteur a mesuré la longueur du forceps d'un grand nombre de *Forficula auricularis*. Le polygone correspondant présente deux sommets : un pour les mâles et un pour les femelles. Dans ce cas le polygone plurimodal indique l'existence du dimorphisme sexuel;

2^o Exemple de DE VRIES. — Les fleurs du *Chrysanthemum segetum* ont un nombre de fleurons marginaux très variable. Cependant il y a deux modes, 13 et 21, autour desquels se groupent la plupart des spécimens. Or il est possible de décomposer par sélection l'espèce du chrysanthème des moissons en deux races caractérisées précisément par ces nombres. Dans ce cas le polygone plurimodal indique l'existence de deux races en formation;

3^o Exemple de GIARD. — La largeur de l'abdomen des mâles de *Carcinus maenas* donne lieu à un polygone à deux sommets. Certains crabes ont l'abdomen nettement plus large que celui des autres crabes. Or les premiers sont tous parasités par la sacculine. Dans ce cas le polygone plurimodal indique un état pathologique.

Nous en retiendrons que les polygones à plusieurs sommets, comme disait mon vénéré maître Frédéric HOUSSAY, indiquent qu'il y a quelque chose à découvrir.

Dans beaucoup de cas également la pluralité des sommets est due au trop petit nombre d'exemplaires qui ont été examinés. Tout ceux qui s'occupent de statistique savent que les premières observations ont une répartition irrégulière et que la régularisation ne se produit qu'ensuite.

Quoi qu'il en soit des causes de la plurimodalité, une règle importante est à retenir. On ne peut calculer la moyenne (m) d'un ensemble d'individus dont la fluctuation comporte deux ou plusieurs modes. La moyenne d'un groupement hétérogène ne signifie rien. D'autre part, il est généralement impossible de calculer séparément la moyenne de chaque partie du polygone de variation, car ces parties ne peuvent être délimitées rigoureusement. On n'a que la ressource de remplacer les moyennes partielles par les modes ou abscisses des différents sommets. Cette approximation est parfois suffisante.

§ 12. **Corrélation des caractères. Coefficient de corrélation (r).** — Deux caractères fluctuants sont dits *corrélatifs* ou *en corrélation* lorsqu'à toute variation de l'un correspond une variation de l'autre dans un sens et avec une intensité déterminés.

La corrélation est *directe* quand les deux caractères varient dans le même sens et *indirecte* quand ils varient en sens contraire.

Dans ce dernier cas les deux caractères corrélatifs se compensent, se font équilibre, et font songer aux lois de « balancement organique » de GÖTTE, GEOFFROY SAINT-HILAIRE et DE CANDOLLE.

Il suffit d'ordinaire, pour mettre en évidence une corrélation, de distribuer les fréquences dans un Tableau à double entrée tel que celui qui est représenté ci-dessous. Mon intention est de comparer, je suppose, le nombre des plaques des flancs droit et gauche de 399 Épinoches du Teich (Stat. 40). Mettant à part les spécimens ayant 3 plaques à droite, je compte, parmi eux, les individus à 3, 4, 5, 6, 7 plaques sur le flanc gauche. Puis j'étudie de la même façon les exemplaires ayant 4 plaques du côté droit, et ainsi de suite. Les fréquences obtenues constituent les éléments du Tableau à double entrée.

CARACTÈRES CORRÉLATIFS		Plaques droites					SOMMES
		3	4	5	6	7	
Plaques gauches	3	.	3	.	.	.	3
	4	2	63	35	2	.	102
	5	.	22	119	31	.	172
	6	.	7	36	72	2	117
	7	.	.	1	2	2	5
SOMMES		2	95	191	107	4	399

Chaque fréquence est au croisement de deux colonnes horizontale et verticale. Elle représente le nombre d'Épinoches qui ont les valeurs du caractère indiquées en haut de la colonne verticale et à gauche de la colonne horizontale. La corrélation plus ou moins parfaite est traduite par le fait que, dans chaque colonne, la fréquence la plus élevée (inscrite en caractères gras) est plus ou moins voisine d'une des diagonales du Tableau. Ici la corrélation est assez forte. On voit en outre que c'est une corrélation *directe* puisqu'aux flancs droits les plus cuirassés correspondent les flancs gauches les plus cuirassés et inversement. Si la corrélation était indirecte, les fréquences maxima seraient disposées sur l'autre diagonale.

Dans le but de comparer les corrélations les unes aux autres, les biométriciens ont été conduits à définir un *coefficient de corrélation* qui est exprimé par la formule suivante :

$$r = \frac{\sum pa_1 a_2 - nb_1 b_2}{n \sigma_1 \sigma_2}$$

Comme le dit BLARINGHEM (1919), « puisque corrélation sous-entend réciprocité, la formule qui la représente est symétrique quant aux indices particuliers à l'un ou l'autre des caractères comparés ».

Le coefficient r varie de -1 à $+1$. Ses valeurs négatives indiquent une corrélation inverse (caractères inversement proportionnels). Ses valeurs positives indiquent au contraire une corrélation directe. Quant à sa valeur 0, elle traduit l'absence complète de corrélation, l'indépendance totale des caractères considérés.

Voici maintenant une méthode pratique pour calculer r .

On dispose le Tableau à double entrée en mettant en évidence, entre des lignes parallèles : 1° le mode de chacun des caractères; 2° les écarts du mode ($a_1 a_2$) pour les valeurs de chaque caractère. Puis on fait la somme $\sum pa_1 a_2$ en tenant compte des signes algébriques. On calcule d'autre part, comme cela est indiqué page 81, les indices de variabilité $\sigma_1 \sigma_2$ et les valeurs b_1 et b_2 . On connaît n qui est le nombre des cas observés. Tous les éléments de la formule sont ainsi connus.

Je reviens à l'exemple des Épinoches du Teich :

	φ	3	4	5	6	7
φ	a	-2	-1	0	$+1$	$+2$
3	-2	.	3	.	.	.
4	-1	2	63	35	2	.
5	0	.	22	119	31	.
6	$+1$	.	7	36	72	2
7	$+2$	.	.	1	2	2

$$\sum pa_1 a_2 = +4 + 6 + 63 - 7 - 2 + 72 + 4 + 4 + 8 = +152$$

$$b_1 = 0.0475$$

$$n = 399$$

$$b_2 = 0.0625$$

$$nb_1 b_2 = 1.19$$

$$\sigma_1 = 0.76$$

$$n\sigma_1 \sigma_2 = 258.50$$

$$\sigma_2 = 0.84$$

$$r = +0.63$$

Je termine ici l'exposé sommaire de la méthode biométrique. Ce que j'ai dit suffira dans la plupart des cas pour les travaux des zoologistes et des botanistes. Ceux qui voudront

approfondir davantage et se spécialiser dans l'étude biométrique devront recourir à des ouvrages détaillés, tels que ceux de DAVENPORT (1899, 1904), de DUNCKER (1899, 1904) et de JOHANSEN (1904). Il existe en outre une revue spéciale, intitulée *Biometrika*, qui concerne toutes ces questions.

CHAPITRE V

Étude de la variabilité des caractères numériques

§ 1. **Degré de variabilité des différents caractères numériques.** — Je dois déterminer tout d'abord quels sont les caractères numériques susceptibles de fluctuations et quel est le degré de leur variabilité. Je choisirai pour cela un bon exemple moyen, celui des *Gasterosteus* qui m'ont été envoyés de Marcoing (Stat. 11).

Les seuls caractères numériques sont les suivants : nombre des vertèbres, nombre des plaques latérales cutanées, nombre des rayons aux nageoires dorsale, anale, pectorales (gauche et droite) et caudale, nombre des épines dorsales.

La figure 42 représente les polygones de variation de ces caractères pour 100 Épinoches. On se rappelle qu'un polygone très pointu, c'est-à-dire élevé et étroit de base, indique une

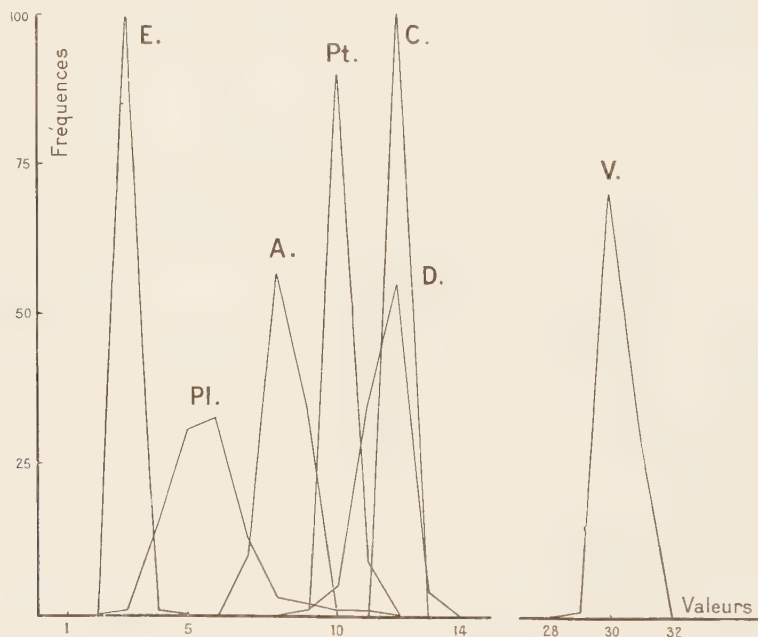


FIG. 42. — Polygones de variation des différents caractères numériques de 100 *Epinoches* de Marcoing (Stat. 11). — A, rayons de l'anale; C, rayons de la caudale; D, rayons de la dorsale; E, épines dorsales; Pl, plaques latérales droites; Pt, rayons de la pectorale droite; V, vertèbres.

variabilité faible. Au contraire un polygone surbaissé et large de base représente une variabilité forte. Il apparaît donc que les caractères numériques des Épinoches se classent dans

l'ordre suivant de variabilité décroissante : Plaques latérales cutanées (Pl.) — Rayons de la dorsale (D.) et de l'anale (A.) — Vertèbres (V.) — Rayons des pectorales (Pt.) — Épines dorsales (E.) et rayons de la caudale (C.).

Une autre expression du degré de variabilité est fournie par l'indice σ : cet indice est d'autant plus petit que la variabilité fluctuante est plus faible; pour une variabilité nulle, σ est égal à 0. D'autre part, on peut encore définir l'amplitude de la variabilité par la fréquence du mode, ce qui revient à indiquer la hauteur du polygone de variation en % du nombre total des Épinoches observées.

CARACTÈRE NUMÉRIQUE	INDICE DE VARIABILITÉ (σ)	FRÉQUENCE DU MODE
Plaques latérales gauches (1)	1.32	33 %
Rayons de la dorsale	0.70	55
Rayons de l'anale	0.62	56
Vertèbres	0.47	70
Rayons de la pectorale gauche (1)	0.31	90
Épines dorsales	0.10	99
Rayons de la caudale	0.00	100

Connaissant le degré de variabilité des différents caractères numériques, demandons-nous lesquels doivent être retenus pour nos études ultérieures.

Le nombre des rayons de la nageoire caudale est pratiquement invariable. Très rarement il est de 11 ou de 13 (par soudure ou bifurcation des rayons normaux). Sa valeur ordinaire est 12. Or ce nombre est le même chez tous les Gastérostéidés. C'est donc un caractère de famille qui ne présente aucun intérêt au point de vue spécial de mes recherches. Je ferai remarquer que DUNCKER (1907) est arrivé à une conclusion analogue en ce qui concerne les Syngnathidés.

Le nombre des épines dorsales est aussi très peu variable dans le genre *Gasterosteus*. Une moyenne faite sur 3.000 spécimens provenant des Stations les plus diverses me conduit à dire que dans 96 % des cas le nombre des épines est égal à 3. Cependant les exemplaires anormaux à 4 épines ayant donné lieu à la création de plusieurs espèces et à un remarquable mémoire de HEINCKE (1889), je devrai m'occuper de ce caractère numérique. D'ailleurs les *Spinachia*, qui ont une quinzaine d'épines, les *Pygosteus*, qui en ont une dizaine, et les *Eucalia*, qui en ont une demi-douzaine, présentent des fluctuations plus accentuées et non négligeables. C'est une règle générale en biologie : plus des organes analogues et métamérisés sont nombreux, plus leur nombre est variable. Un chiffre va le prouver immédiatement : il résulte de la moyenne de 317 *Pygosteus*, originaires de Stations variées, que le nombre des épines dorsales est égal à 9 dans 53 % des cas seulement, pourcentage beaucoup plus faible que celui des *Gasterosteus* à 3 épines.

(1) Résultats analogues pour le côté droit.

Je laisserai de côté le nombre des rayons aux nageoires pectorales. Quelques sondages effectués dans diverses Stations d'Épinoches et d'Épinochettes m'ont convaincu du peu d'intérêt de ce caractère. Il varie à peine sous la triple influence du sexe, de l'âge et de l'habitat.

Plus digne d'attention est le nombre des vertèbres. C'est, d'autre part, le caractère classique utilisé par les biométriciens. HEINCKE (1898) pour les harengs, SCHMIDT (1916, 1917) pour les anguilles et les *Zoarces viviparus*, FAGE (1910, 1920) pour les anchois et les sardines, et beaucoup d'autres auteurs ont considéré le nombre moyen des vertèbres comme le meilleur caractère des races de poissons. Je serai conduit à rapprocher des leurs les résultats de mes propres recherches afin d'en tirer le maximum d'enseignement.

Quant au nombre des rayons de la dorsale et de l'anale, ainsi qu'au nombre des plaques latérales, leur variabilité considérable les met au premier rang des caractères numériques dont je ferai l'étude.

En définitive, les caractères à retenir sont les suivants : nombre des plaques latérales, nombre des épines dorsales, nombre des rayons dorsaux et anaux, nombre des vertèbres. Ils constitueront autant de parties de ce chapitre V.

Au préalable je dirai quelques mots de techniques diverses qui m'ont servi pour l'étude biométrique.

§ 2. **Technique pour la détermination du sexe des Épinoches.** — D'une manière générale, le meilleur caractère pour distinguer les mâles des femelles est l'aspect des organes génitaux. Les ovaires ont un contenu granuleux quand ils sont jeunes et renferment des œufs de plus en plus gros et de plus en plus translucides à mesure qu'approche la période de reproduction. Leur coloration est toujours blanchâtre ou jaunâtre. Au contraire les testicules, toujours plus petits que les ovaires et de contenu plus homogène, ont une teinte extérieure noirâtre due à des chromoblastes étoilés.

La technique consiste à ouvrir la cavité abdominale de chaque Épinoche de deux coups de ciseaux : une incision longitudinale depuis l'anus jusqu'à la base d'une épine ventrale, en passant à droite ou à gauche de la pointe du bassin; une incision transversale partant de l'anus et remontant vers le dos. Ces incisions une fois faites, il suffit de soulever la paroi abdominale avec une pince fine pour apercevoir les glandes génitales. Les ovaires gonflés d'œufs sont toujours nettement visibles. Quant aux ovaires jeunes et aux testicules, leur recherche exige qu'on écarte l'intestin, l'estomac et le foie sous lesquels ils sont plus ou moins cachés.

On sait que, chez les Vertébrés inférieurs, les testicules jeunes peuvent renfermer quelques ovules qui disparaissent ultérieurement. Ce peut être une cause d'erreur dans la détermination du sexe; erreur d'autant moins facile à éviter qu'on ne peut recourir à l'examen histologique, beaucoup trop lent et inapplicable à un grand nombre d'individus. C'est pourquoi je me suis abstenu dans les cas douteux. Je désignerai par les initiales *i. s.* (*incertus sexus*) les Épinoches ainsi mises à l'écart des vrais mâles (♂) et des vraies femelles (♀).

La tentation est grande de déterminer rapidement le sexe des Épinoches par des caractères extérieurs tels que la parure nuptiale des mâles et la turgescence abdominale des femelles.

Une coloration rouge orangée vive de la gorge, des joues et des mâchoires est, sans aucun doute, caractéristique du sexe mâle. Malheureusement elle n'existe qu'en période de reproduction, chez les mâles adultes, et disparaît assez vite dans les liquides conservateurs.

La turgescence de l'abdomen n'est pas toujours l'indice du sexe femelle. Quelquefois des vers parasites simulent extérieurement un état de grossesse chez des mâles ou des jeunes.

Le cas s'est présenté notamment pour mes *Gasterosteus* de Sierre (Stat. 33) où 13.6 % des mâles étaient parasités par un Cestode, le *Schistocephalus solidus* O. F. MÜLLER (1).

§ 3. **Technique pour le dénombrement des plaques latérales et des rayons.** —

Les plaques latérales apparaissent très nettement en relief sur les Épinoches desséchées. Mais ces poissons ne peuvent ensuite servir à compter les rayons et les vertèbres.

ROTH (1920) conseille de passer les Épinoches pendant une demi-heure dans de l'acide sulfurique à 50 %, puis de neutraliser avec de l'alcool ammoniacal et de conserver enfin dans de l'alcool à 80°. Les plaques se détachent ainsi en blanc sur la chair devenue brune. J'ai essayé ce procédé et n'en ai pas été satisfait. Les Épinoches sont durcies et conservent une odeur d'ammoniac très désagréable.

Je me suis servi de la coloration à l'alizarine (garance artificielle) préconisée par SCHMIDT (1917). Cet auteur met ainsi en évidence les vertèbres et les rayons des nageoires des *Zoarces viviparus*. Or les plaques latérales et tout le squelette superficiel des Épinoches se prêtent merveilleusement à une coloration en rouge vif par le même réactif. La chair, par contraste, ne se colore que très faiblement.

Les Épinoches ayant séjourné dans un liquide conservateur (alcool ou eau formolée) sont d'abord lavées à l'eau courante, puis mises dans un bocal contenant une solution d'alizarine dans de l'alcool à 70°. Une pincée d'alizarine suffit pour colorer en rouge brique un ou deux litres de liquide. La coloration des Épinoches exige deux ou trois jours. Non seulement les plaques latérales, mais aussi les rayons des nageoires sont teints en rouge.

Le dénombrement des plaques et des rayons se fait au binoculaire. Il faut faire vite et bien. Cela exige un tour de main que l'habitude seule permet d'acquérir. Il n'est pas indifférent d'évaluer les caractères numériques dans un ordre ou dans un autre. Celui qui m'a paru le plus convenable est le suivant : l'Épinoche étant sur le flanc droit, compter successivement les plaques latérales gauches et les rayons de la dorsale; retourner l'Épinoche et compter successivement les plaques latérales droites et les rayons de l'anale. Quand il y a des plaques dans toute la longueur du corps (forme *trachura*), il est préférable de les compter en commençant par la queue.

§ 4. **Technique pour le dénombrement des vertèbres.** — J'ai essayé de compter les vertèbres sur des Épinoches rendues transparentes au moyen de salicylate de méthyle après passage dans la série des alcools. Mais la transparence obtenue est insuffisante, d'autant plus que les plaques latérales des *Gasterosteus* et des *Spinachia* cachent une grande partie de la colonne vertébrale.

S'il s'agit de très jeunes sujets, le plus simple est d'éclaircir en masse par les procédés usuels (alcools et toluène) et d'examiner soit dans le toluène même, soit dans le baume.

Pour les Épinoches de plus grande taille, la seule technique est de durcir les tissus par un séjour dans de l'eau formolée et de pratiquer, avec un scalpel, une coupe tangentielle sur un des flancs, jusqu'à ce qu'on atteigne la colonne vertébrale. Après un râclage assez éner-

(1) Je remercie mon collègue R. P. DOLLFUS, Préparateur au Muséum, qui s'est chargé de cette détermination. Les Cestodes avaient de 20 à 30 mm. de longueur sur 5 à 10 mm. de largeur. Une grosse Épinoche en contenait 4. Une petite Épinoche de 32 mm. renfermait un ver de 18 × 4 mm. J'ai retrouvé le même ver chez une Épinoche d'Islande.

gique des muscles, les vertèbres apparaissent en relief comme les grains d'un chapelet. Le dénombrement se fait au binoculaire. Il est inutile de teindre à l'alizarine.

J'ai toujours dénombré les vertèbres depuis la première qui suit le crâne jusqu'à l'avant-dernière incluse, mais en négligeant la dernière vertèbre, c'est-à-dire celle qui porte les os hypuraux et l'urostyle (fig. 12, p. 14).

I. PLAQUES LATÉRALES OSSEUSES DANS LE GENRE GASTEROSTEUS

§ 5. **Historique des idées et des travaux relatifs aux plaques latérales.** — Dans son *Systema Naturæ* (1758), LINNÉ ne cite qu'une seule espèce européenne d'Épinoches à 3 épines dorsales, *Gasterosteus aculeatus*. Il avait en vue spécialement des individus cuirassés dans toute la longueur de leur corps (*corpus ad caudam utrinque carinatum ; cauda lateribus carinata*), mais on ne peut dire s'il connaissait aussi les Épinoches à queue lisse et les confondait sciemment, sous la même dénomination, avec les autres.

La même incertitude n'existe pas à l'égard de quelques autres naturalistes de la fin du XVIII^e siècle. Tout en se conformant à la nomenclature linnéenne, ils savent déjà faire la différence des Épinoches plus ou moins cuirassées, bien qu'ils les désignent toutes sous le même nom de *G. aculeatus*.

Prenons un exemple : BLOCH, naturaliste berlinois, décrit et figure les Épinoches dans son *Ichthyologie* (1785) et dans son *Systema Ichthyologiæ* (1801). Or, il leur attribue successivement 13 et 26 plaques latérales sur chaque flanc. La figure qui se trouve dans le premier ouvrage est celle d'un individu complètement armé. D'autre part, les Épinoches à 13 plaques sont dites avoir, en outre, une carène caudale. « J'ai trouvé à la queue, dit BLOCH, une peau avancée et plissée. »

Avec CUVIER (1817), puis CUVIER et VALENCIENNES (1829), commence une nouvelle période dans l'histoire de la systématique des Épinoches. L'espèce linnéenne est subdivisée en plusieurs autres, portant les noms de *G. trachurus*, *semiloricatus*, *semiarmatus* et *gymnurus* (1), suivant que leur armure est continue, interrompue sur les flancs avec carène caudale ou localisée dans la partie antérieure du corps. Mais ni CUVIER, ni VALENCIENNES ne sont rigoureusement affirmatifs sur la valeur des nouvelles espèces. Leur différence, disent-ils, « ne tient point au sexe ni à l'âge... Reste à savoir si ce n'est pas une variété qui tiennent à d'autres causes ». En d'autres termes, il se pourrait que les Épinoches constituassent, non des espèces distinctes, mais des variétés locales ou des races géographiques d'une seule espèce éminemment plastique.

Le chef de l'École fixiste ne pouvait d'ailleurs tirer de cette remarque aucune conclusion en faveur du Transformisme. L'influence du milieu sur les êtres vivants n'était encore, de son temps, qu'une vague conception de quelques naturalistes et sans aucune preuve certaine. L'indécision régnait donc sur la valeur taxonomique des diverses formes d'Épinoches. Cela explique que les ichthyologistes postérieurs à CUVIER aient pu se répartir en deux clans opposés : l'un, partisan d'espèces distinctes et indépendantes; le second, affirmant qu'elles sont unies par toute une série d'intermédiaires.

C'est au Muséum de Paris notamment que s'épanouirent, dans la seconde moitié du siècle dernier, avec BLANCHARD et SAUVAGE, les idées de la première sorte. Elles reposaient sur

(1) CUVIER l'a nommée ensuite, bien inutilement, *G. leiurus*.

l'étude des collections du Muséum; aussi pourrai-je en faire une critique sérieuse dans la suite de ce travail.

BLANCHARD (1866) distingue 8 espèces d'Épinoches : les 4 de Cuvier et 4 supplémentaires auxquelles il applique les noms de *G. neustrianus*, *bailloni*, *elegans* et *argentatissimus*. Les différences portent en particulier sur le nombre des plaques latérales.

Quelques années plus tard, SAUVAGE (1874), dans un travail manquant d'ailleurs d'originalité et qui n'est qu'une mauvaise compilation des travaux antérieurs, reproduit le système de BLANCHARD, en ajoutant toutefois quelques nouvelles espèces dont je reparlerai ultérieurement. Il répartit les Épinoches en trois groupes, presque trois sous-genres, suivant qu'elles sont entièrement cuirassées (Groupe du *G. aculeatus*), à demi armées (Groupe du *G. semiarmatus*) ou cuirassées seulement dans la partie antérieure du corps (Groupe du *G. gymnurus*).

YARREL (1830, 1859) et PARNELL (1838) sont les représentants des mêmes idées en Angleterre.

Je fais remarquer tout de suite qu'une comparaison des diagnoses spécifiques rédigées par BLANCHARD, SAUVAGE, YARREL, PARNELL, etc., montre un désaccord au sujet du nombre des plaques latérales. Les chiffres cités sont très différents :

<i>G. trachurus</i>	32	31	30	29	28	26
<i>G. semiloricatus</i>	23	22	20	19	14	13
<i>G. semiarmatus</i>	15	14	13	12	10	
<i>G. gymnurus</i>	10	7	6	5	4	3

On voit également que ces chiffres forment d'une espèce à l'autre une série presque continue. Des naturalistes qui n'auraient pas été aveuglés par leur manie de créer des espèces nouvelles auraient pu conclure de ce fait que le nombre des plaques latérales n'est pas un caractère spécifique.

Il nous faut arriver à la seconde École ichthyologique pour voir conclure de cette façon. L'École dont il s'agit est formée de plusieurs naturalistes parmi lesquels JENYNS (1835), THOMPSON (1841), GÜNTHER (1859), GÉHIN (1868), MOREAU (1881), FATIO (1882), HEINCKE (1889), REGAN (1909).

THOMPSON examine un grand nombre d'Épinoches venues des différentes parties des Iles Britanniques. Or il observe, dans la plupart des envois, un mélange des *G. trachurus*, *semiloricatus*, *semiarmatus* et *gymnurus*, c'est-à-dire des 4 espèces cuviériennes. Les deux premières formes prédominent en eau saumâtre (étangs littoraux). *G. gymnurus*, au contraire, est dominante en eau douce et doit être qualifiée de *freshwater Stickleback*. Manifestement se fait jour dans la pensée du savant anglais une conception plus ou moins nette de l'action du degré de salinité sur la forme des Épinoches. Ne dit-il pas en note : « Le nombre des plaques de l'adulte est déjà indiqué chez le jeune, et ne change pas si l'Épinoche poursuit son développement dans le même lieu (1). Il reste à savoir si ce nombre resterait constant malgré un changement d'habitat, comme le passage de l'eau douce à la mer. » Il remarque en outre que les plus grands individus sont pêchés dans les eaux les plus froides. Jamais encore la température ni la salinité n'avaient été considérées aussi explicitement comme des facteurs de la variation des Épinoches.

GÉHIN est l'auteur d'une *Révision des Poissons du Département de la Moselle, avec quelques considérations sur le Darwinisme*. De la comparaison d'un millier d'Épinoches, provenant

(1) Ce n'est d'ailleurs pas vrai.

de plus de 70 rivières ou étangs, GÉHIN conclut qu'il lui a été impossible de trouver autre chose qu'une seule espèce. « On trouve presque tous les passages, dit-il, d'un type à un autre... Dans toutes les séries se trouvent des individus dont le nombre des plaques semble marquer le passage des espèces à ventre lisse (*gymnurus*, *bailloni*, *elegans*, *argentatissimus*) aux espèces à ventre plus ou moins complètement cuirassé (*semiarmatus*, *semiloricatus* (1)). » Il y a, aux environs de Briey, des intermédiaires entre *G. gymnurus* et *G. semiarmatus* ; aux environs de Sierck, des intermédiaires entre *G. elegans* par la coloration et *G. gymnurus* par les épines et les plaques latérales.

Je parle ici de GÜNTHER, bien que ce ne soit pas dans l'ordre chronologique, parce que sa conception de la systématique des Épinoches est très voisine de celle de MOREAU dont je parlerai ensuite. GÜNTHER groupe les Épinoches dans l'unique espèce *G. aculeatus*, qu'il divise en un certain nombre de variétés : *gymnurus*, *semiarmatus*, *semiloricatus* et *trachurus*. Mais il n'en donne explicitement aucune raison.

Venons à MOREAU dont l'*Histoire naturelle des Poissons de la France* est un monument en ichthyologie. Notre pays, d'après MOREAU, ne renferme qu'une seule espèce d'Épinoche, *G. aculeatus*, comprenant six variétés. En outre sont synonymes, d'une part *G. gymnurus*, *bailloni*, *elegans* et *argentatissimus* ; d'autre part, *G. semiloricatus* et *neustrianus*.

FATIO reprend en apparence le système de classification utilisé par SAUVAGE. Les espèces d'Épinoches sont réparties en trois groupes :

- 1° Épinoches entièrement cuirassées ;
- 2° Épinoches demi-armées ;
- 3° Épinoches à queue lisse.

Mais l'auteur a soin de prévenir que cette classification est essentiellement provisoire et que des travaux ultérieurs conduiront sans doute à réduire le nombre des espèces. FATIO qualifie *G. gymnurus* de race continentale et *G. trachurus* de race littorale.

Un remarquable mémoire dû à HEINCKE mérite qu'on s'y arrête assez longuement. Les recherches de l'auteur ont porté sur 10.000 Épinoches provenant de la mer Baltique et des fleuves tributaires. En outre, elles ont été confrontées avec celles d'autres auteurs :

1° Les deux formes *trachurus* et *gymnurus* sont reliées par d'innombrables échelons et peuvent se trouver mêlées non seulement en un même lieu, mais dans la même troupe de poissons (in demselben Schwarme) ;

2° La forme *trachurus*, avec rangée de plaques ininterrompue de la tête à la queue, est la forme *prédominante* en eau salée (Salzwasserform). La forme *gymnurus*, avec queue lisse et seulement quelques plaques dans la partie antérieure du tronc, est la forme *prédominante* en eau douce (Süßwasserform) ;

3° Les individus complètement armés (*trachurus*) sont de plus en plus abondants à mesure qu'on avance vers le Nord. Les *G. gymnurus*, par contre, sont de moins en moins abondants. La conclusion générale de HEINCKE est la suivante : « Les différences entre une grande Épinoche d'eau salée et une petite Épinoche à queue lisse d'eau douce sont si considérables, qu'aucun naturaliste n'hésiterait à en faire des espèces distinctes, si l'on ne trouvait facilement, dans toutes les localités intermédiaires, tous les passages entre elles par milliers d'exemplaires. »

REGAN est aussi affirmatif. Après examen, au British Museum, d'un grand nombre d'Épinoches représentant toutes les espèces décrites, il arrive à conclure que la plus grande

(1) *G. trachurus* n'existe pas dans le département de la Moselle.

partie de l'habitat du genre *Gasterosteus* est occupée par une seule espèce, *G. aculeatus*, qui est très variable. Suivent de très intéressantes remarques sur la répartition géographique des diverses formes en fonction de la latitude et de la salinité. Dans les régions septentrionales, les Épinoches sont surtout marines et plus complètement armées. Vers le Sud, au contraire, elles sont de plus en plus fluviatiles et moins complètement cuirassées.

Tous les auteurs précédents ont une idée fort nette, à savoir que le nombre des plaques latérales est fonction du milieu. Cependant ils n'ont pas fait d'étude statistique. Il se dégage de leurs travaux une notion plus qualitative que quantitative de la valeur des types *trachurus*, *semiarmatus*, *semiloricatus* et *gymnurus*. Je n'ai pu trouver dans leurs mémoires de documents numériques et utilisables en vue d'une comparaison des Épinoches de diverses localités. Les seuls renseignements dont j'ai pu me servir, en dehors de ceux qui résultent de mes propres recherches, ont été obtenus par les auteurs suivants : BONIZZI (1869) pour les Épinoches de Modène (Italie); LUNEL (1881) pour les Épinoches de Florence (Italie); FATIO (1882) pour les Épinoches de Bâle (Suisse); BOULENGER (1893) pour les Épinoches d'Ostende (Belgique); enfin RUTTER (1896) pour les Épinoches du versant Pacifique des États-Unis.

§ 6. Définition précise de quatre formes d'Épinoches. — Qu'ils soient ou non partisans de la fixité des espèces, les auteurs que j'ai cités jusqu'ici n'ont pu parvenir à attribuer un sens précis aux termes *G. trachurus*, *G. semiarmatus*, *G. neustrianus*, *G. semiloricatus*, *G. gymnurus*, etc. C'est qu'ils ont voulu les définir par un nombre exact et constant de plaques latérales et par une longueur déterminée de l'armature cutanée sur chaque flanc.

Me gardant de tomber dans le même travers, je me contenterai, provisoirement, de définir les 4 formes suivantes :

a) Forme **trachura** — cuirasse latérale complète, étendue sur chaque flanc depuis la ceinture scapulaire jusqu'à la naissance de la nageoire caudale;

b) Forme **semiarmata** — cuirasse latérale interrompue sur chaque flanc; il y a un groupe de plaques antérieures ou thoraciques et un groupe de plaques postérieures formant une carène caudale;

c) Forme **gymnura** — cuirasse latérale localisée dans la région thoracique; pas de carène caudale;

d) Forme **hologymna** — pas de plaques latérales.

Aucune ambiguïté n'existe au sujet de ces 4 formes qui sont représentées dans la figure 43 (1).

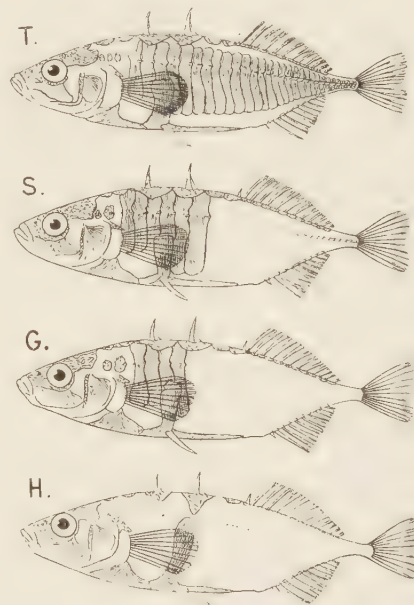


FIG. 43. — Les quatre formes du genre *Gasterosteus*, définies d'après l'extension de l'armature cutanée. — G., forme *gymnura*; H., forme *hologymna*; S., forme *semiarmata*; T., forme *trachura*.

(1) Cette figure, ainsi que les fig. 69 et 70, ont été exécutées, d'après mes indications, par F. ANGEL, Préparateur au Muséum, et constitueront une des planches d'un ouvrage de LOUIS ROULE, *Les Poissons des eaux douces de la France*, qui doit paraître prochainement aux Presses universitaires, Paris.

On peut toujours les reconnaître du premier coup d'œil. Je ne dis pas que ce sont des espèces, ni même des variétés ou des races locales. Je leur ai donné justement une désinence féminine et les inscrirai en caractères gras afin qu'on ne puisse les confondre, dans la suite de ce travail, avec les espèces ou les variétés des autres auteurs.

§ 7. **Dissymétrie des plaques sur les deux flancs.** — Un premier fait qui se dégage du dénombrement des plaques d'un grand nombre d'Épinoches est la dissymétrie fréquente des deux flancs. Le nombre des plaques diffère très souvent d'un côté à l'autre du même animal. La différence entre les flancs droit et gauche est de 1 à 3 unités. Le plus grand nombre est tantôt à droite, tantôt à gauche. Parfois la dissymétrie est plus considérable : un flanc est complètement cuirassé (*forme trachura*) tandis que l'autre appartient à la forme *semiarmata* ou à la forme *gymnura*.

La proportion des individus symétriques et des individus asymétriques est assez variable d'une Station à une autre. J'ai trouvé les extrêmes suivants : 25.4 % d'asymétriques à Angoulême (Stat. 37), 63.8 % à Karlsham (Stat. 2). Cependant, en général, le nombre des Épinoches asymétriques oscille entre un tiers et la moitié du nombre total des individus observés.

Une remarque très importante m'a été fournie par l'étude détaillée des Stations 2 (Karlsham), 3 (Entrée de Roskilde Fjord) et 5 (Kjelds Nor). Dans ces Stations septentrionales existe un mélange des trois formes **trachura**, **semiarmata** et **gymnura**, suivant les pourcentages indiqués ci-dessous.

STATION	NOMBRE D'ÉPINOCHES ÉTUDIÉES (1)	POURCENTAGE DES FORMES		
		TRACHURA	SEMIARMATA	GYMNURA
2	323	35.8	63.3	0.8
3	324	80.3	14.7	4.9
5	209	69.4	15.9	14.6

Or, la Station 2, qui possède le plus de **semiarmata**, est aussi celle qui offre le plus grand nombre d'Épinoches asymétriques (63.8 %). Vient ensuite la Station 3, avec 55.1 % d'asymétriques.

D'autre part, j'ai calculé séparément les quantités % d'individus asymétriques dans les deux formes dominantes **trachura** et **semiarmata**. Voici les résultats obtenus :

STATION	POURCENTAGE DES ÉPINOCHES ASYMÉTRIQUES DANS LES FORMES	
	TRACHURA	SEMIARMATA
2	48.7	73.8
3	32.5	62.5
5	45.5	80.6

(1) Abstraction faite des Épinoches *Trachura-semiarmata* et *Semiarmata-gymnura*.

Par suite, les Épinoches **semiarmata** sont plus souvent asymétriques que les Épinoches entièrement cuirassées. Cette remarque corrobore la précédente et permet de conclure, dès à présent, que *la forme semiarmata est particulièrement instable*.

Une autre conséquence dérive de la dissymétrie des Épinoches : pour construire des polygones de variation et pour calculer des valeurs moyennes du nombre des plaques, on peut considérer, non des Épinoches, mais des *flancs d'Épinoches*; ce qui double en quelque sorte le nombre des cas observés et donne plus de valeur aux pourcentages. Les fluctuations de la moyenne, notamment, peuvent être resserrées dans des limites plus étroites. C'est ce que montrent les exemples suivants :

STATION	$m \pm Fl$		
	FLANCS DROITS	FLANCS GAUCHES	FLANCS DROITS ET GAUCHES
20 Roscoff	4.57 $\pm$ 0.28	4.51 $\pm$ 0.28	4.52 $\pm$ 0.20
40 Le Teich	5.07 $\pm$ 0.12	5.01 $\pm$ 0.13	5.04 $\pm$ 0.09

Je considérerai toujours, dans la suite de ce travail, les *flancs d'Épinoches* comme autant d'individualités distinctes.

§ 8. **Variations du nombre des plaques au cours de l'ontogénèse.** — Il sera traité dans ce paragraphe des variations du nombre des plaques latérales en fonction de l'âge des Épinoches d'une génération donnée. Ce sont des variations qu'on peut appeler *ontogénétiques* ou *chronologiques*, par opposition aux variations *sexuelles* et *géographiques* qui seront étudiées ultérieurement.

ROTH (1920) dit que les plaques latérales des Épinoches de Königsberg apparaissent lorsque celles-ci atteignent une longueur de 13 mm. J'ai vérifié le même fait à Montfermeil (Stat. 16).

Au sortir de l'œuf, les Épinoches ont les flancs complètement nus (forme **hologymna**).

De très jeunes sujets capturés au filet fin, le 31 mai 1923, ont de 8 à 12 mm. de longueur. Leurs flancs sont également dépourvus de toute armature cutanée.

Au contraire, d'autres Épinoches prises le 15 juin 1924 et ayant une longueur totale de 11 à 20 mm. présentent un nombre variable de plaques. Il résulte du tableau ci-contre que les trois plus petits individus appartiennent

LONGUEUR TOTALE EN MILLIMÈTRES	NOMBRE DE PLAQUES	
	A DROITE	A GAUCHE
19.5	6	6
18	6	6
18	4	5
17	4	4
17	3	3
16	4	4
16	4	4
16	3	3
15.5	3	3
14.5	3	3
14	3	3
13.5	3	3
13	0	0
12.5	0	0
11	0	0

encore à la forme **hologymna**. Par contre, les deux plus grands ont déjà acquis une cuirasse latérale équivalente à celle de la moyenne des adultes de la population de Montfermeil.

Enfin les dix individus de tailles intermédiaires ont un plus petit nombre de plaques; en moyenne 3.45.

J'ai pu étudier les Épinoches du Teich (Stat. 40) à deux dates successives de leur développement individuel. D'abord les jeunes au mois d'août 1923; ensuite les adultes de la même génération au mois de mai 1924. Voici les résultats globaux des numérations de plaques :

DATE DE CAPTURE	NOMBRE D'ÉPINOCHES	LONGUEURS EXTRÊMES EN MILLIMÈTRES	$m \pm Fl$
Août 1923	400	20 - 36	5.04 $\pm$ 0.09
Mai 1924	210	42 - 64	5.66 $\pm$ 0.16

Les adultes ont en moyenne plus de plaques latérales que les jeunes. Il en est de même pour les Épinoches que j'ai reçues de Louvain (Stat. 9), en juillet 1924, et d'Ennezat (Stat. 36), en juillet 1923. Chacun de ces envois comprenait une génération d'adultes et une génération de jeunes dont le Tableau ci-dessous permet de comparer les nombres de plaques.

STATION	9 LOUVAIN		36 ENNEZAT	
Long. extrêmes en millimètres	18 — 39	47 — 64	19 — 30	39 - 58
Age approximatif	2-3 mois	14-15 mois	2-3 mois	14-15 mois
Nomb. d'épinoches	118	80	26	358
$m \pm Fl.$	4.66 $\pm$ 0.29	5.45 $\pm$ 0.38	3.50 $\pm$ 0.49	4.38 $\pm$ 0.16

De Naples (Stat. 44), sans qu'il me soit possible de savoir à combien de générations ou de classes annuelles ils appartiennent, je possède 846 spécimens de tailles très diverses. Je les ai répartis en catégories, suivant que leur longueur totale est comprise entre 30-39 mm., 40-49 mm., 50-59 mm. ou 60-80 mm. Voici, comme exemples, les résultats qui concernent les femelles. On verra que la moyenne du nombre des plaques augmente régulièrement au cours de l'ontogénèse et jusque chez les adultes.

Long. extrêmes en millimètres	30 — 39	40 — 49	50 — 59	60 — 80
Nomb. d'épinoches	200	256	138	114
$m \pm Fl.$	2.93 $\pm$ 0.26	2.94 $\pm$ 0.18	3.11 $\pm$ 0.26	3.12 $\pm$ 0.27

A Roscoff (Stat. 20), j'ai comparé quatre lots d'Épinoches pêchées en septembre 1920, août 1921, mai 1924, août 1924. Elles appartiennent à quatre générations différentes. Les

Épinoches de mai 1924 sont les individus générateurs (pères et mères) des Épinoches du mois d'août de la même année. Il importe seulement, d'ailleurs, de considérer la relation entre la moyenne des plaques et la moyenne de la taille.

DATE DE CAPTURE	NOMBRE D'ÉPINOCHES	LONGUEUR MOYENNE EN MILLIMÈTRES	$m + F'$
Août 1921	280	29.2	3.98 + 0.11
Août 1924	225	30.9	4.09 + 0.05
Septembre 1920	41	32.8	4.28 + 0.29
Mai 1924	75	55.4	4.42 + 0.26

On voit que la croissance des plaques se poursuit très régulièrement à mesure que les Épinoches grandissent et avancent en âge. Je rappelle en effet que ces poissons naissent en mai et deviennent adultes au mois de mai suivant : ils ont 3 mois en août et 4 mois en septembre.

Toutes les Stations envisagées jusqu'ici contenaient, à peu près exclusivement, des Épinoches de la forme **gymnura**. Comparons leur, maintenant, des Stations plus septentrionales, où existe un mélange des formes **trachura**, **semiarmata**, **gymnura**. Je choisirai d'abord la Station 4 (Fond de Roskilde Fjord). Le développement de l'armature cutanée s'y présente avec une netteté incomparable. Le graphique ci-joint (fig. 44) montre que les 700 exemplaires

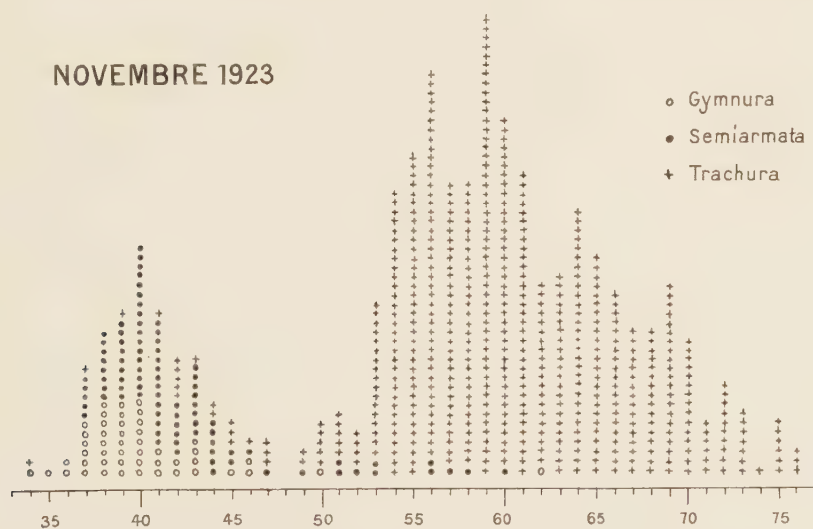


FIG. 44. — Station 4, Fond de Roskilde Fjord. — Génération adulte de forme *trachura* presque pure; génération jeune offrant un mélange des formes *gymnura*, *semiarmata* et *trachura*. Lg. en mm.

étudiés se répartissent en deux générations rigoureusement tranchées : une génération d'adultes ayant de 49 à 76 mm.; une génération de jeunes, nés des précédents, et dont la

longueur totale est comprise entre 34 et 47 mm. J'ai représenté les trois formes de cuirasse latérale par des signes différents. Ce procédé met en évidence les faits suivants :

1° Les adultes sont presque tous **trachura** (540 **trachura** + 11 **semiarmata** + 2 **gymnura**);

2° Les jeunes sont au contraire extrêmement mélangés (19 **trachura** + 77 **semiarmata** + 46 **gymnura**);

3° Les plus petites Épinoches de la génération jeune sont plutôt de la forme **gymnura**, tandis que les plus grandes Épinoches appartiennent en majorité aux formes **semiarmata** et **trachura**.

Le graphique de la figure 45, qui se rapporte aux Épinoches de l'entrée de Roskilde Fjord (Stat. 3), parle dans le même sens.

Avant de poursuivre mon exposé sur les variations du nombre des plaques latérales en fonction de l'âge des Épinoches, je crois utile de jeter un coup d'œil en arrière sur les résultats acquis. J'ai démontré que :

1° Les *Epinoches* ayant une longueur totale inférieure à 13 millimètres sont dépourvues de plaques. Celles-ci commencent à apparaître chez les individus dont la taille est comprise entre 13 et 15 mm. Leur nombre augmente ensuite progressivement pendant tout le cours de l'existence;

2° Dans certaines Stations, les *Epinoches* gardent toute leur vie la forme **gymnura** et ne sont jamais cuirassées que dans la partie antérieure de leur tronc. Dans d'autres Stations, au contraire, elles acquièrent successivement les formes **gymnura**, **semiarmata** et **trachura**. Ces formes doivent être considérées comme des étapes de l'ontogénèse;

3° L'armature cutanée, dans quelque Station qu'on la considère, est un caractère toujours inachevé, dont le développement se poursuit sans arrêt, mais plus ou moins vite.

Voici maintenant quelques faits complémentaires.

Dans la cuirasse latérale la plus développée, composée par exemple de 35 pièces garnissant toute la longueur du corps : la première plaque se trouve exactement au-dessus de la clavicule (fig. 3); la plaque IV est au-dessous de la première épine dorsale; la plaque VII est au-dessous de la seconde épine dorsale; les plaques V, VI et VII sont en partie recouvertes par la branche montante du bassin.

Les plaques qui apparaissent les premières sont précisément les plaques IV à VII. Ce sont toujours les plus grandes et les plus fortes.

Ensuite se constituent, à partir de ce noyau, les plaques antérieures, dans l'ordre III, II, I, et les plaques postérieures, dans l'ordre VIII, IX, X.

Lorsque le nombre des plaques thoraciques sur chaque flanc approche de la dizaine, et parfois plus tôt dans quelques Stations, commence à apparaître la carène caudale. Ainsi la forme **gymnura** se transforme en **semiarmata**.

Enfin les plaques thoraciques et caudales se rejoignent peu à peu grâce à l'adjonction de plaques intermédiaires. La forme **semiarmata** passe de la sorte à la forme **trachura**.

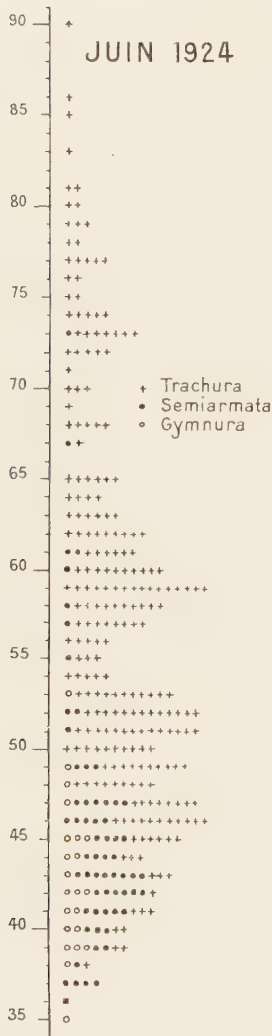


FIG. 45. — Station 3, Entrée de Roskilde Fjord. — Mélange des formes **trachura**, **semiarmata** et **gymnura**; ces deux dernières prédominent chez les plus petites Épinoches. Lg. en mm.

L'ordre d'apparition des plaques est résumé dans la figure 46. Les chiffres romains désignent les plaques. Les chiffres arabes représentent les groupes de plaques qui se consti-

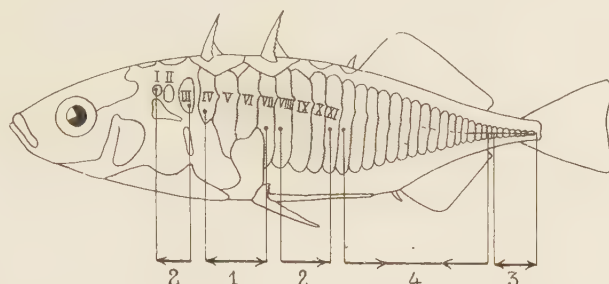


FIG. 46. — Ordre d'apparition des différents groupes de plaques de la forme trachura.

tuent les uns après les autres. Quant aux flèches doubles (↔) ou simples (→), elles indiquent que les pièces de chaque groupe apparaissent simultanément, ou successivement dans un sens déterminé.

Après avoir étudié la distribution des plaques latérales chez 175 Épinoches provenant de plusieurs Stations de l'Europe centrale, ROTH (1920) a été conduit aux constatations suivantes :

1^o Les différentes plaques, définies par leur position relativement aux autres organes, ne sont pas toutes aussi fréquentes chez les Épinoches adultes;

2^o Leur fréquence est en raison directe de la précocité avec laquelle elles apparaissent au cours de l'ontogénèse.

J'ai calculé, d'après les chiffres de ROTH, la fréquence des diverses plaques ou groupes de plaques en % du nombre des Épinoches observées.

On voit que les plaques IV à VII, qui se forment les premières de toutes, sont les plus fréquentes et existent chez la plupart des Épinoches (99.3 % des cas observés).

Les plaques III, II, I, qui apparaissent dans l'ordre où je viens de les énoncer, ont des fréquences respectives de 87.3 %, 48.8 % et 27.8 %. De même en est-il pour les plaques VIII, IX et X.

Enfin les plaques de la carène caudale (XXIX à XXXV), dont l'apparition tardive détermine le passage de la forme *gymnura* à la forme *semiarmata*, n'existent que chez un quart environ des spécimens étudiés par ROTH.

Une conclusion découle naturellement de tels faits : *Tout se passe comme si les formes gymnura et semiarmata résultaient d'arrêts de développement de la forme plus complète trachura.* Je reviendrai bientôt sur cette conception.

Le paragraphe actuel me donne l'occasion d'exposer et de réfuter une curieuse hypothèse émise par HECKEL et KNER (1858). Ces auteurs considèrent les formes *gymnura* et *trachura*

PLAQUES	FRÉQUENCE
IV — VII	99.3 %
III	87.3
VIII	72.1
II	48.8
IX	32.0
X	28.8
I	27.8
XXIX — XXXV	27.8

comme étant en rapport avec les saisons. En été, disent-ils, les Épinoches ont peu de plaques et des couleurs vives : c'est leur livrée estivale (Sommerkleid). En hiver, par contre, leur peau se cuirasse entièrement et leur coloration devient terne : c'est leur livrée hivernale (Winterkleid). Des exemplaires provenant de divers endroits, mais pêchés pendant la saison chaude, appartiennent tous à la forme **gymnura**. Au contraire, des spécimens capturés en dehors de la période de reproduction (Laichzeit) se rapportent tous à la forme **trachura**. Une femelle à œufs presque mûrs possède encore un vestige de carène caudale.

HECKEL et KNER admettent donc qu'une Épinoche peut se garnir de plaques et s'en dégarnir alternativement sous l'influence de la température extérieure et du degré de maturité de ses produits génitaux. Or j'ai montré que le nombre des plaques osseuses s'accroît d'une manière continue et plus ou moins vite au cours du développement individuel. Mais je n'ai jamais constaté l'évolution inverse; il n'y a jamais régression de l'armature cutanée. Les plaques ne sont pas comme des plumes ou des poils sujets à des mues. Ce sont des productions dermiques, de la nature des écailles, et absolument fixes. La cuirasse de l'adulte une fois constituée ne change que dans de faibles limites et toujours, exclusivement, dans le sens de l'augmentation.

§ 9. **Variations du nombre des plaques en fonction du sexe.** — Le nombre des pièces de la cuirasse latérale est tellement fixe, à quelques unités près, pour chaque Épinoche adulte, qu'il est en rapport avec le sexe et légèrement *plus considérable chez les mâles que chez les femelles*. Ce ne pourrait être le cas chez des animaux acquérant ou perdant un grand nombre de plaques à chaque renouveau des saisons.

On trouvera dans mes Tableaux numériques de nombreux exemples de dimorphisme sexuel dans le nombre des plaques latérales. Je me contente de transcrire ci-dessous les résultats globaux de mes calculs.

STATION	$m \pm Fl$	
	♂	♀
1 Drobak	32.87 $\pm$ 0.20	32.82 $\pm$ 0.14
4 Fond de Roskilde Fjord	32.36 $\pm$ 0.16	32.16 $\pm$ 0.08
21 Baie du Mont Saint-Michel	32.30 $\pm$ 0.18	32.25 $\pm$ 0.22
33 Sierre	6.67 $\pm$ 0.13	6.49 $\pm$ 0.15
36 Ennezat	4.55 $\pm$ 0.11	4.44 $\pm$ 0.19
37 Angoulême	5.82 $\pm$ 0.15	5.32 $\pm$ 0.19
38 Valence	4.88 $\pm$ 0.13	4.77 $\pm$ 0.24
40 Le Teich	5.88 $\pm$ 0.22	5.43 $\pm$ 0.21
44 Sarno (Naples)	3.51 $\pm$ 0.19	3.03 $\pm$ 0.13

Les Épinoches des trois premières Stations appartiennent à la forme **trachura** presque pure. Celles des six autres appartiennent au contraire à la forme **gymnura**. Or, dans l'un et l'autre cas, *les mâles ont nettement plus de plaques que les femelles*. Il arrive même qu'au Teich (Stat. 40) et à Naples (Stat. 44), les moyennes relatives aux deux sexes, diminuées et augmen-

tées de leurs fluctuations respectives, n'arrivent pas à empiéter l'une sur l'autre. C'est ce que représente la figure 47. Dans ce cas les mâles et les femelles constituent deux types entièrement distincts. Cela ne veut pas dire qu'on peut les distinguer à coup sûr lorsqu'on ne possède qu'un petit nombre d'exemplaires. Par exemple, au Teich, une Épinoche ayant de 4 à 8 plaques peut être mâle ou femelle. Je dis seulement que la moyenne des plaques d'un nombre suffisant de mâles est toujours bien distincte de la moyenne des plaques d'un nombre équivalent de femelles.

Il n'y a qu'un très petit nombre d'exceptions à la règle énoncée ci-dessus. Les principales m'ont été offertes par les Stations 2, 3, 4 et 6, où se trouve, précisément, un mélange des formes *trachura*, *semiarmata* et *gymnura*. La présence de

la forme *semiarmata* dans une population d'Épinoches suffit à déterminer une sorte d'affolement de tous leurs caractères. Que l'on calcule séparément la moyenne des plaques des Épinoches *trachura*, des Épinoches *semiarmata* ou de leur mélange, on obtient toujours des chiffres aberrants. Ce sont tantôt les mâles, tantôt les femelles qui ont le plus de plaques, et la différence entre les deux sexes est parfois énorme. Voir le Tableau ci-dessous.

Dans un travail de Biométrie, qui repose en majeure partie sur la notion de probabilité, il importe, plus que dans tout autre, de confirmer les unes par les autres les différentes conclusions auxquelles on

FIG. 47. — Triangles représentatifs des fluctuations du nombre des plaques latérales chez les Épinoches ♂ et ♀ du Teich (Stat. 40) et de Sarno, près de Naples (Stat. 44).

est conduit. Or l'occasion m'est offerte présentement de confronter les trois faits ci-dessous : 1° Le nombre des plaques est plus élevé chez les mâles que chez les femelles ; 2° Il augmente constamment au cours de l'existence ; 3° Les mâles sont plus petits que les femelles.

STATION		MOYENNE DES PLAQUES					
		TRACHURA		SEMIARMATA		ENSEMBLE	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀
2	Karlsham	32.15	32.40	19.98	19.75	24.37	24.03
3	Entrée de Roskilde Fjord	32.53	32.69	23.71	15.12	31.03	27.09
4	Kjelds-Nor	32.10	32.17	26.88	25.21	28.79	27.35
6	Port d'Ostende	31.17	31.91	19.32	7.75	20.90	25.07

Je me suis servi des Épinoches de Sarno, près de Naples (Stat. 44), qui me sont parvenues dans des conditions particulièrement favorables : d'abord le grand nombre des spécimens

(846); ensuite leur taille présentant toute la série des intermédiaires entre 18 mm. et 80 mm. Je les ai réparties en premier lieu par groupes de taille, *mais sans tenir compte du sexe*, et j'ai calculé pour chaque groupe la moyenne du nombre des plaques latérales.

LONGUEUR TOTALE	$m \pm Fl$
60-80 mm.	3.12 ± 0.27
50-59	3.15 ± 0.24
40-49	3.22 ± 0.12
30-39	3.24 ± 0.13
20-29	3.50 ± 0.19

même pour le nombre des plaques chez les femelles (2). Le nombre des plaques des mâles est supérieur à celui des femelles. Quant au nombre des plaques de l'ensemble des deux sexes, il est égal, au début, au chiffre le moins élevé fourni par les mâles, puis s'abaisse

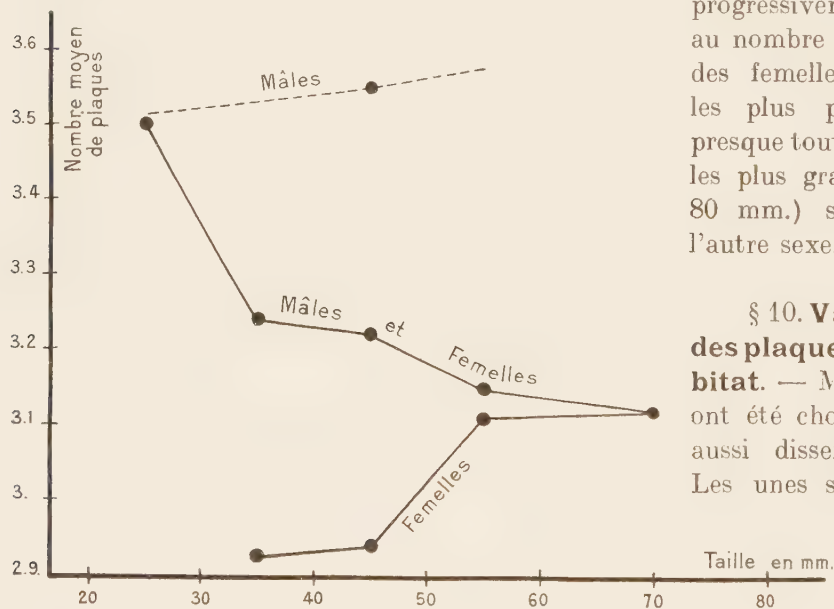


FIG. 48. — Graphique représentant les variations du nombre moyen des plaques latérales au cours de l'ontogénèse. Le nombre des plaques augmente dans chacun des sexes. Cependant le nombre des plaques de l'ensemble des mâles et des femelles paraît diminuer.

La latitude entraîne *grosso modo* la température. Cependant il est des cas où certaines

On voit que le nombre des plaques diminue à mesure que la taille s'accroît et que les Épinoches avancent en âge. Cela paraît en contradiction avec les faits observés antérieurement. Mais poussons plus loin l'analyse du phénomène, en considérant cette fois, dans chaque groupe de taille, *les mâles et les femelles séparément*. Dès lors les faits réapparaissent dans toute leur netteté et s'enchaînent de la manière représentée par la figure 48. Le nombre des plaques des mâles augmente au cours de la vie (1). Il en est de même pour le nombre des plaques chez les femelles (2). Le nombre des plaques des mâles est supérieur à celui des femelles. Quant au nombre des plaques de l'ensemble des deux sexes, il est égal, au début, au chiffre le moins élevé fourni par les mâles, puis s'abaisse progressivement jusqu'à devenir égal au nombre de plaques le plus élevé des femelles. Cela tient à ce que les plus petites Épinoches sont presque toutes des mâles, tandis que les plus grandes Épinoches (60 à 80 mm.) sont exclusivement de l'autre sexe.

§ 10. Variations du nombre des plaques en fonction de l'habitat. —

Mes Stations d'Épinoches ont été choisies intentionnellement aussi dissemblables que possible. Les unes sont d'eau douce et les

autres d'eau saumâtre ou marine. D'autre part elles se répartissent en Europe depuis Kristiania (60°) jusqu'à Alger (36°).

(1) Au moment où je me suis intéressé à cette question, une centaine de mâles ayant de 30 à 39 mm. et de 50 à 59 mm. avaient été sacrifiés pour la numération des vertèbres. Je n'ai pu calculer que la moyenne générale de tous les ♂ (3.51 ± 0.19) et la moyenne des ♂ de 40-49 mm. (3.55 ± 0.18).

(2) Les chiffres ont été donnés p. 98.

circonstances locales interviennent pour élever ou abaisser celle-ci au delà des limites ordinaires. C'est ainsi que, pour prendre ces seuls exemples, la Station 20 (Roscoff) est plus chaude, et la Station 38 (Valence) plus froide, qu'elles ne devraient être en raison de leurs latitudes respectives. Il s'agit, à Roscoff, d'un fossé très peu profond où l'eau s'échauffe rapidement au soleil. A Valence, au contraire, la Station est alimentée par une source très fraîche qui sort au pied d'une falaise de poudingues. La Station 33 (Sierre) est à 538 mètres d'altitude, dans la haute vallée du Rhône, et soumise à de fortes oscillations diurnes et nocturnes de température. L'idéal aurait été de pouvoir évaluer dans chaque Station la température et la salinité moyennes *exactes* pendant plusieurs années consécutives. Mais on conçoit l'impossibilité de telles observations qui eussent exigé des observateurs nombreux, effectuant chaque jour une ou plusieurs lectures thermométriques et des dosages de Na Cl.

L'habitat se caractérise en première ligne par la *température* et la *salinité*. Ce sont les seuls facteurs dont j'ai pu tenir compte.

A. *Variations du nombre des plaques en fonction de la latitude et de la température.*

— On se souvient que j'ai classé à dessein mes Stations d'Épinoches dans l'ordre de latitude décroissante. Or jetons un coup d'œil sur les Tableaux I à VI qui contiennent les valeurs et les fréquences du caractère « nombre de plaques » pour ces diverses Stations. Il apparaît aussitôt que les Tableaux I à III sont disposés dans le sens de la hauteur de la page afin de contenir des valeurs échelonnées de 2 à 36. Au contraire les Tableaux IV à VI sont disposés dans le sens de la largeur de la page et ne renferment que des valeurs comprises entre 0 et 17 (généralement même entre 0 et 9).

Plusieurs conclusions en découlent :

1° *L'amplitude de la variation est beaucoup plus faible dans les Stations méridionales que dans celles du Nord de l'Europe ;*

2° *Les Stations septentrionales renferment d'ordinaire un mélange des formes **trachura**, **semiarmata** et **gymnura** ;*

3° *Les Stations méridionales contiennent seulement la forme **gymnura** et, accessoirement, la forme **hologymna**.*

Proposons-nous maintenant de déterminer les limites méridionales des quatre formes d'Épinoches.

Forme **Trachura**. — Je ne l'ai pas rencontrée au-dessous de la latitude de la baie du Mont Saint-Michel, soit 48°39'. C'est par erreur que MARCHAND, LAMY et DE BOISVILLE (1867), ainsi que SOLAND (1869), l'indiquent des régions centrales de la France. A plus forte raison doit-on nier son existence en Espagne. STEINDACHNER (1865) dit à tort qu'on la trouve à Cadix, près de l'embouchure du Guadalquivir. Cet auteur a commis plusieurs bévues de cette sorte. Il a cité, par exemple, le *Zoarces viviparus* dans la faune de Cadix, ce qui a fait l'objet d'une rectification de la part de SCHMIDT (1917-a).

Forme **Semiarmata**. — Je ne crois pas qu'on la trouve au-dessous de la latitude de Saint-Laurent-de-la-Prée, à l'embouchure de la Charente, soit 45°59'. Encore est-elle extrêmement peu répandue dans cette Station, comme aussi dans celle de Machecoul (47°). Il faut atteindre la latitude de Roscoff (48°43') pour commencer à obtenir un pourcentage assez accentué d'Épinoches **semiarmata**. Le pourcentage augmente ensuite vers le Nord et s'approche, d'ailleurs assez irrégulièrement, du maximum, 63.3 %, qui est réalisé à Karlsham (Suède).

Forme **Gymnura**. — Cette forme existe dans toute l'étendue de l'habitat des Épinoches, depuis Alger (36°43') jusqu'à Drobak, près de Kristiania (59°39'). Sa limite méridionale

paraît donc se confondre avec celle du genre *Gasterosteus*. Cela ressort également du travail de RUTTER (1896) sur les Épinoches du versant Pacifique des États-Unis. La forme *gymnura* est présente dans le Rio Salado, à une latitude de 33°30'.

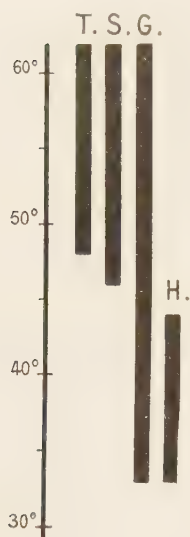


FIG. 49. — Extension en latitude des quatre formes *trachura* (T), *semiarmata* (S), *gymnura* (G) et *hologymna* (H). Cette dernière forme ne se trouve qu'entre le 33° et le 44° de latitude Nord.

Forme **Hologymna**. — C'est une forme essentiellement méridionale. Je ne l'ai observée que dans quatre Stations : Velleron (43°57'); Genzano, près de Rome (41°43'); Sarno, près de Naples (40°49'); Maison Carrée, près d'Alger (36°43'). RUTTER l'a signalée à Colton et à Riverside, dans Santa Anna River (Californie), sur le 34^e parallèle.

Le graphique de la figure 49, établi d'après les données précédentes, montre nettement que les formes *hologymna*, *gymnura*, *semiarmata* et *trachura* apparaissent les unes après les autres quand on s'élève en latitude. Elles ont chacune une limite méridionale :

Hologymna et gymnura	33° N.
Semiarmata	46° N.
Trachura	48° N.

Par contre leur extension n'est pas limitée vers le Nord et elles coexistent toutes, à l'exception de la forme *hologymna*, dans les Stations septentrionales.

Le Tableau de la page 107 indique la proportion % des quatre formes d'Épinoches dans les Stations étudiées.

A ne considérer que les Stations septentrionales, on voit que le pourcentage des diverses formes n'obéit pas à une règle bien déterminée. C'est ainsi qu'il y a beaucoup d'Épinoches demi-armées à Karlsham (Stat. 2) et très peu à Drobak (Stat. 1). Il y en a 14.7 % à l'entrée de Roskilde fjord (Stat. 3) et seulement 0.8 % au fond du même fjord (Stat. 4).

Une localité française est spécialement intéressante. C'est la baie du Mont Saint-Michel (Stat. 22). J'y ai trouvé la forme *trachura* dans un état de pureté absolue, tandis qu'à Roscoff, un peu plus au Sud, et à Saint-Vaast-la-Hougue, un peu plus au Nord, la forme *trachura* fait défaut ou est mélangée aux deux autres formes. La baie du Mont Saint-Michel possède donc une population d'Épinoches de caractères très septentrionaux. Ce résultat doit être rapproché d'une constatation maintes fois faite et renouvelée récemment par CHEVEY (1924). Toute la faune de la baie est empreinte de caractères qui l'assimilent à la faune de la mer du Nord. Elle possède en assez grande abondance des espèces qu'on ne trouve que rarement ailleurs dans la Manche : *Aspidophorus cataphractus*, *Cyclopterus lumpus*, *Syngnathus dumerilii*, etc.

La valeur moyenne du nombre des plaques va me permettre de préciser davantage l'action de la latitude et de la température sur le développement de l'armature cutanée des Épinoches. Mais deux remarques préliminaires sont indispensables.

J'ai dû mettre de côté les Stations 2, 3, 5, 6, 12, 13 et 20, dans lesquelles il y a plus de 10 % d'Épinoches appartenant à la forme *semiarmata*. Cette forme, en effet, ne peut être

N ^o	STATION	TRACHURA	SEMIARMATA	GYMNURA	HOLOGYMNA
1	Drobak	94.2	5.3	0.5	»
2	Karlsham	35.8	63.3	0.8	»
3	Entrée de Roskilde Fjord	80.3	14.7	4.9	»
4	Fond de Roskilde Fjord	98.8	0.8	0.4	»
5	Kjelds Nor	69.4	15.9	14.6	»
6	Port d'Ostende	37.7	55.5	6.7	»
	Ostende (1)	28.4	47.7	2.4	»
8-9	Louvain	»	1.4	98.6	»
12	Abbeville	18.9	22.4	58.6	»
13	Saint-Vaast-la-Hougue	23.8	19.0	57.1	»
16	Montfermeil	»	0.8	99.2	»
20	Roseoff	»	12.9	87.1	»
21	Santec	0.01	0.04	99.9	»
22	Baie du Mont Saint-Michel	100.0	»	»	»
29	Machecoul	»	1.05	98.9	»
35	Saint-Laurent-de-la-Prée	»	1.1	98.9	»
11	Marcoing	»	»	100.0	»
17	Dieuze	»	»	100.0	»
18	Château-Salins	»	»	100.0	»
19	Versailles	»	»	100.0	»
23	Colmar	»	»	100.0	»
33	Sierre	»	»	100.0	»
36	Ennezat	»	»	100.0	»
37	Angoulême	»	»	100.0	»
38	Valence	»	»	100.0	»
40	Le Teich	»	»	100.0	»
42	Palavas	»	»	100.0	»
41	Velleron	»	»	91.8	8.2
43	Genzano (Rome)	»	»	99.3	0.7
44	Sarno (Naples)	»	»	99.6	0.4
45	Maison Carrée (Alger)	»	»	95.0	5.0

l'objet de calculs biométriques. Il suffit de considérer, par exemple, les figures 58, 59 et 60 pour se rendre compte qu'à l'inverse de ceux des formes **trachura** (T) et **gymnura** (G), le polygone de variation de la forme **semiarmata** (S) est très étendu en largeur et offre plusieurs sommets. Cela tient à ce que la forme **semiarmata** est elle-même polymorphe, sans qu'il soit possible cependant de la décomposer en formes élémentaires. Or on ne peut calculer une moyenne, ni une fluctuation de la moyenne du nombre des plaques dans un groupement hétérogène.

D'autre part, la comparaison que je vais faire du nombre de plaques latérales dans les diverses localités va mettre en évidence plusieurs exceptions ou aberrations difficilement explicables. Hormis celles qui dépendent de la concentration saline et dont je reparlerai bientôt, les autres sont dues, vraisemblablement, à ce que la température et la salinité ne sont pas les seuls facteurs agissants. Il doit intervenir aussi des facteurs internes, des tendances héréditaires, dont il m'est impossible de tenir compte. SCHMIDT (1917, 1920) a

1. D'après les chiffres de BOULENGER (1893).

montré leur rôle très important chez les *Zoarces viviparus*. Il avait un matériel de choix, où la viviparité rendait aisées de telles recherches.

Je vais m'occuper d'abord de trois Stations où le pourcentage des Épinoches *trachura*

est considérablement élevé, ce qui permet de faire abstraction des autres formes sans introduire dans les calculs une erreur sensible. Ce sont les Stations suivantes :

Stat. 1, Drobak.....	94.2 %
Stat. 4, Roskilde Fjord .	98.8 %
Stat. 22, Baie du Mont Saint-Michel.....	100.0 %

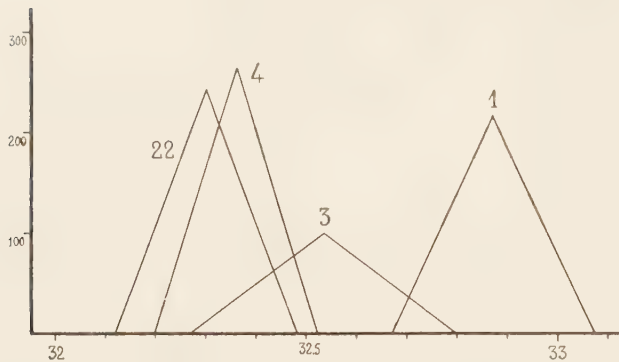


FIG. 50. — Triangles représentatifs des fluctuations du nombre des plaques latérales des Épinoches *trachura* de Drobak (Stat. 1) de l'entrée et du fond de Roskilde Fjord (Stat. 3 et 4) et de la baie du Mont Saint-Michel (Stat. 22).

de plaques, on s'aperçoit que les *Epinoches* sont de plus en plus cuirassées à mesure qu'elles appartiennent à une localité plus septentrionale. Cela ressort également du graphique de la figure 50, où chaque triangle représentatif correspond à une des populations d'Épinoches.

Si l'on met en parallèle les latitudes de ces Stations et les valeurs moyennes de leurs nombres

STATION	LATITUDE	$m \pm Fl (1)$
1 Drobak	59°39'	32.87 ± 0.20
4 Roskilde Fjord	55°42'	32.36 ± 0.16
22 Baie du Mont Saint-Michel	48°39'	32.30 ± 0.18

Passons à l'examen de la forme *gymnura*. La figure 51 a l'avantage de montrer d'un seul coup d'œil les rapports qui existent, au point de vue de la cuirasse latérale, entre les Épinoches de 21 Stations échelonnées depuis Alger (36°) jusqu'à Louvain (51°).

Il ne faut pas tenir compte de ce fait que les triangles sont répartis en sept groupes séparés par des intervalles plus ou moins grands. Des observations effectuées sur un plus grand nombre de Stations permettraient, selon toute vraisemblance, de combler les hiatus dont il s'agit et d'obtenir une série complète de triangles empiétant les uns sur les autres comme les anneaux d'une chaîne.

Je vais attirer l'attention sur un certain nombre de faits qui tous concourent à démontrer que la cuirasse latérale des Épinoches se développe en raison directe de la latitude, ou, ce qui revient au même, en raison inverse de la température. Autrement dit les *Épinoches* les plus cuirassées sont dans les eaux les plus froides et vice versa.

(1) Pour les ♂ seulement.

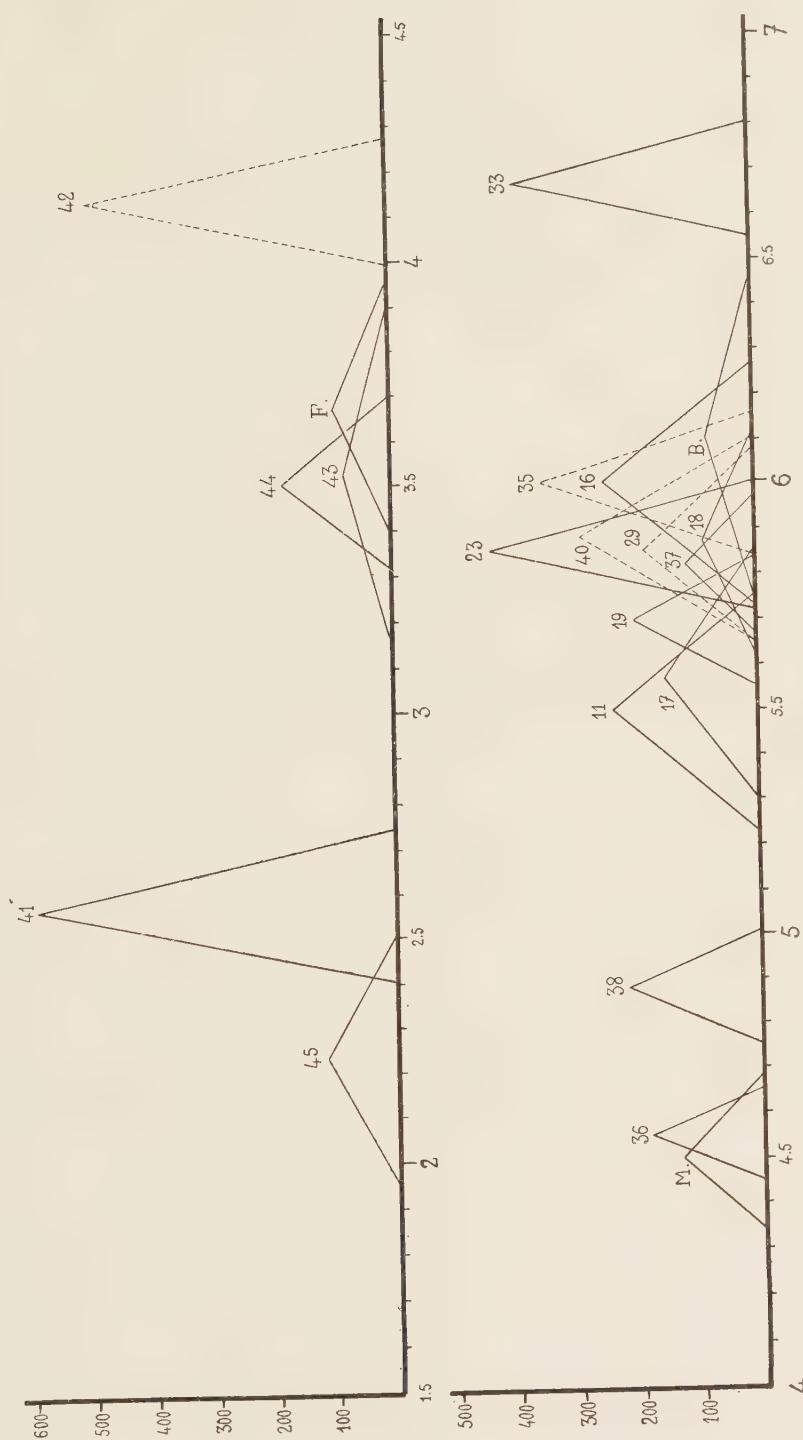


FIG. 51. — Triangles représentatifs des fluctuations du nombre des plaques latérales des *Echinocystis gymnura* de 21 localités. — 11, Marcoing; 16, Montfermeil; 17, Dieuze; 18, Château-Salins; 19, Versaille; 23, Colmar; 29, Machecoul; 33, Sierref (Suisse); 35, Saint-Laurent-de-la-Prée; 36, Ennezat; 37, Angoulême; 38, Valence; 40, Le Teich; 41, Velleron; 42, Palavas; 43, Genzano (Italie); 44, Sarno (Italie); 45, Alger. — B, Bâle (Suisse); F, Florence (Italie); M, Modène (Italie). — Les triangles en traits pointillés correspondent aux Stations d'eau saumâtre.

1^o La population d'Épinoches la plus méridionale, celle d'Alger (36°43'), est également celle qui a le moins de plaques (2.23 ± 0.27). Il est vrai qu'il s'agit de jeunes. Les adultes, dont je n'ai pu me procurer un nombre suffisant d'exemplaires, doivent posséder en moyenne 2.50 plaques;

2^o Les Stations italiennes sont groupées en deux endroits sur la figure 51. D'une part Naples (Stat. 44), Rome (Stat. 43) et Florence (F.) où la moyenne des plaques oscille entre 3.15 et 3.95. D'autre part Modène (M.), située plus au Nord, dont la moyenne est 4.51;

3^o Le groupe principal de triangles, compris entre 5.20 et 6.50, est formé surtout par les Stations 11, 16, 17, 18, 19 et 23. Comme l'indiquent leurs numéros d'ordre, ces Stations ont des latitudes peu différentes. Les extrêmes de latitude sont 50°8' (Stat. 11) et 48°5' (Stat. 23). A latitudes semblables correspondent des cuirasses semblables.

Cependant, il se trouve, mélangées aux précédentes, des Stations plus méridionales, telles que Machecoul (Stat. 29), Saint-Laurent-de-la-Prée (Stat. 35) et Le Teich (Stat. 40). Mais ce sont des Stations d'eau saumâtre dont je reparlerai plus tard. La salinité suffit à leur conférer des caractères septentrionaux.

Reste la Station 37 (Angoulême). C'est une de ces exceptions, au moins apparente, dont je parlai précédemment. Il en est de même pour la Station 41 (Velleron) qui, bien que située dans le Midi de la France, a des Épinoches moins cuirassées que les Épinoches italiennes;

4^o La Station 33 se caractérise par un grand développement de l'armature cutanée. Or elle se trouve à Sierre, dans le haute vallée du Rhône, où les conditions climatiques sont plus rigoureuses qu'en plaine sous une même latitude. Mes Épinoches de Sierre ont, notamment, plus de plaques que les Épinoches de Bâle (B.) étudiées par FATIO (1882).

Sierre	6.67 $\pm$ 0.13
Bâle.....	6.10 $\pm$ 0.34

On se souvient que les Épinoches de Sierre ne sont acclimatées en Suisse que depuis une vingtaine d'années. Quel que soit le pays de plaine d'où elles sont issues, ce court espace de temps a donc suffi pour que s'accroisse leur cuirasse osseuse.

En résumé, la moyenne des plaques latérales d'une population d'Épinoches est fonction de la température. Qu'il s'agisse de la forme **trachura** ou de la forme **gymnura**, l'armature cutanée est d'autant plus étendue que la température est plus basse. Il n'y a qu'un petit nombre d'exceptions, qui tiennent soit à la salinité, soit à d'autres circonstances locales.

Il est intéressant de se rendre compte si ces conclusions, établies sur des Épinoches européennes, sont aussi valables pour une autre région de la Terre, comme l'Amérique. Or RUTTER (1896) a examiné 2.200 spécimens de 39 localités du versant Pacifique des États-Unis. Beaucoup de ces Stations n'ont aucun intérêt parce que le nombre des spécimens observés y est trop faible. Je n'ai retenu et figuré dans les cartes ci-jointes (fig. 52 et 53) que 22 localités. La première carte représente les États de Washington et d'Oregon, entre les parallèles de 42° et de 50° N. La seconde carte se rapporte aux États de Californie et d'Arizona, et s'étend du 32° au 38° de latitude septentrionale. Nous devons nous attendre à rencontrer des Épinoches beaucoup plus cuirassées dans le Nord que dans le Sud, dans le domaine de la première carte que dans celui de la seconde. Or telle est bien la réalité. Chaque rond noir représente une population d'Épinoches. Le diamètre des ronds est proportionnel au nombre

de plaques. On voit que les cercles sont en majorité plus grands dans la carte du Nord (fig. 52) que dans la carte du Sud (fig. 53). Il y a, bien entendu, quelques exceptions inévitables. Elles ne suffisent pas, cependant, à infirmer la grande loi de relation entre le nombre des plaques et la température extérieure.

B. Variations du nombre des plaques en fonction de la salinité. —

Je n'ai pu m'abstenir, en étudiant l'action de la température sur les plaques latérales, de faire quelques allusions à l'influence de la salinité sur ce même caractère. Les deux facteurs en question agissent d'ailleurs à l'opposé l'un de l'autre. *Tandis que le nombre des plaques augmente quand la température diminue, il décroît lorsque la concentration saline devient plus faible.*

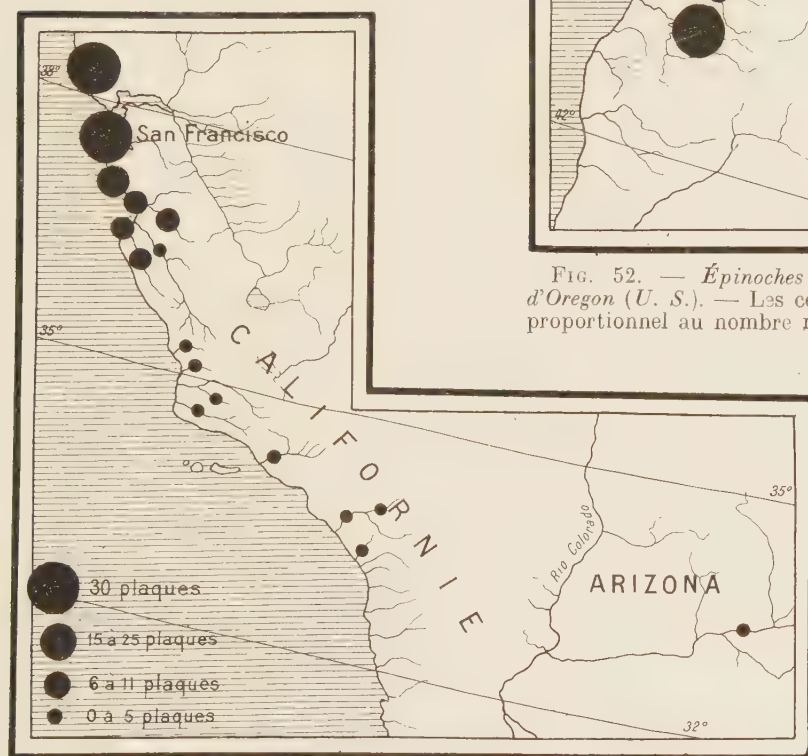


FIG. 53. — Épinoches des États de Californie et d'Arizona (U. S.). — Même remarque que pour la figure précédente.

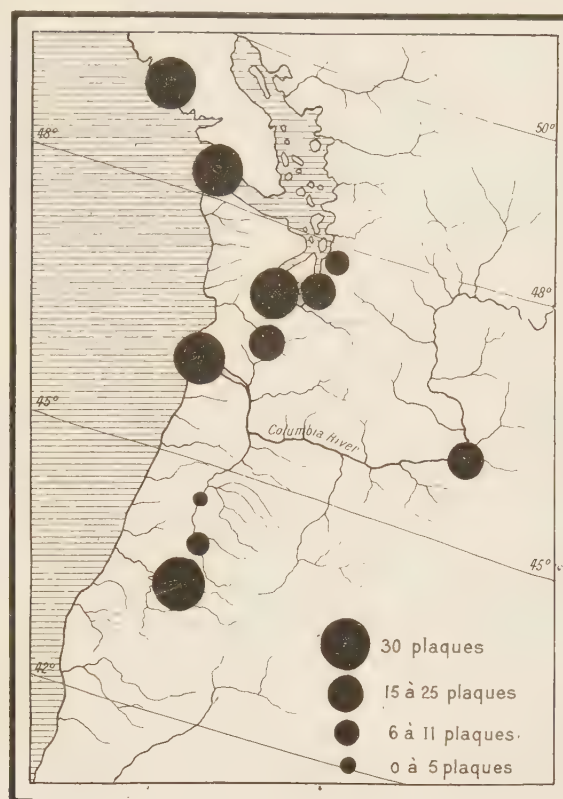


FIG. 52. — Épinoches des États de Washington et d'Oregon (U. S.). — Les cercles noirs ont un diamètre proportionnel au nombre moyen des plaques latérales.

On a déjà vu que, dans la figure 51, les triangles représentatifs des populations de Machecoul (Stat. 29), de Saint-Laurent-de-la-Prée (Stat. 35) et du Teich (Stat. 40) n'occupent pas la place qu'ils devraient avoir si la latitude seule intervenait. Ils sont déplacés vers des

nombre de plaques plus considérables. En comparant les Épinoches de ces Stations à celles de Valence (Stat. 38) et d'Ennezat (Stat. 36), on voit qu'elles ont en moyenne 5.90 plaques

au lieu de 4.70. Dans le même ordre d'idées, les Épinoches de Palavas (Stat. 42), originaires d'eau salée, ont une cuirasse plus étendue que les Épinoches d'eau douce de Florence (F.) qui proviennent, cependant, d'une latitude plus septentrionale.

Florence — 43°45'	3.67 ± 0.27
Palavas — 43°24'	4.13 ± 0.14

Une autre démonstration de l'influence de la concentration saline sur la morphologie des Épinoches m'est fournie par la méthode des *Stations associées*. J'appelle ainsi des Stations voisines l'une de l'autre, dont les populations d'Épinoches ont eu vraisemblablement la même origine, mais qui diffèrent par leur salinité. En voici deux exemples :

1^o Stations 3 et 4. — La figure 54 montre que ces deux Stations se trouvent à l'entrée et au fond de Roskilde Fjord (Danemark). La distance entre elles est de 40 kilomètres. La

teneur en chlorures est 20 ‰ dans la Station 3 et 12 ‰ dans la Station 4. Aux deux endroits domine la forme *trachura*. Mais la moyenne des plaques est plus élevée à l'entrée qu'au fond du fjord.

Stat. 3, Entrée du fjord... 32.69 ± 0.15.

Stat. 4, Fond du fjord... 32.16 ± 0.08.

Ces chiffres se rapportent aux femelles entièrement cuirassées et achevées dans leur forme. Les mâles donneraient des résultats analogues.

Le graphique de la figure 55, où les fréquences sont représentées par des segments de droite, expriment encore plus nettement l'influence de la salinité. Il y a davantage d'Épinoches à 33, 34 et 35 plaques dans la Station 3, et davantage d'Épinoches à 30, 31 et 32 plaques dans la Station 4. Il va sans dire que les fréquences ont été rapportées, dans les deux cas, à un même nombre total d'Épinoches;

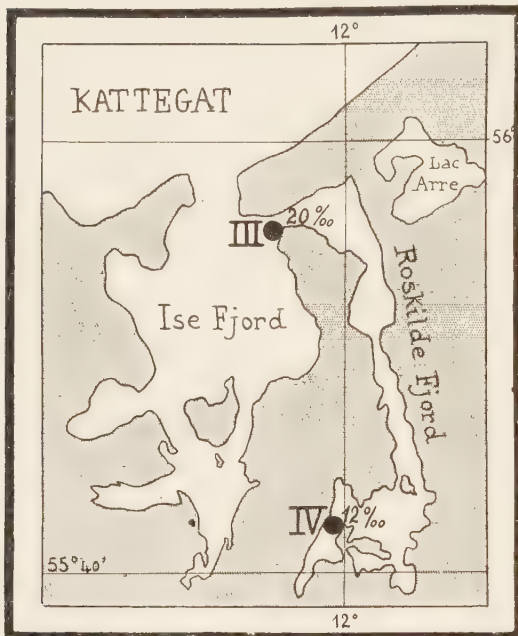


FIG. 54. — Carte indiquant la situation et la salinité (en chlorures ‰) des Stations 3 et 4, à l'entrée et au fond de Roskilde Fjord (Danemark).

2^o Stations 35 et 37. — Elles sont situées toutes deux sur la Charente, l'une à Angoulême, en eau douce; l'autre à Saint-Laurent-de-la-Prée, en eau saumâtre (16 ‰ de chlorures). Cette différence de salinité se traduit dans les nombres de plaques :

Stat. 35, Saint-Laurent-de-la-Prée..... 6.00 ± 0.16.

Stat. 37, Angoulême..... 5.72 ± 0.19.

On voit, sur les graphiques de la figure 55, qu'il y a davantage d'Épinoches à 7 plaques dans la Station 35 et davantage d'Épinoches à 6 plaques dans la Station 37. La différence serait même encore plus accentuée si les spécimens de Saint-Laurent-de-la-Prée, au lieu d'être

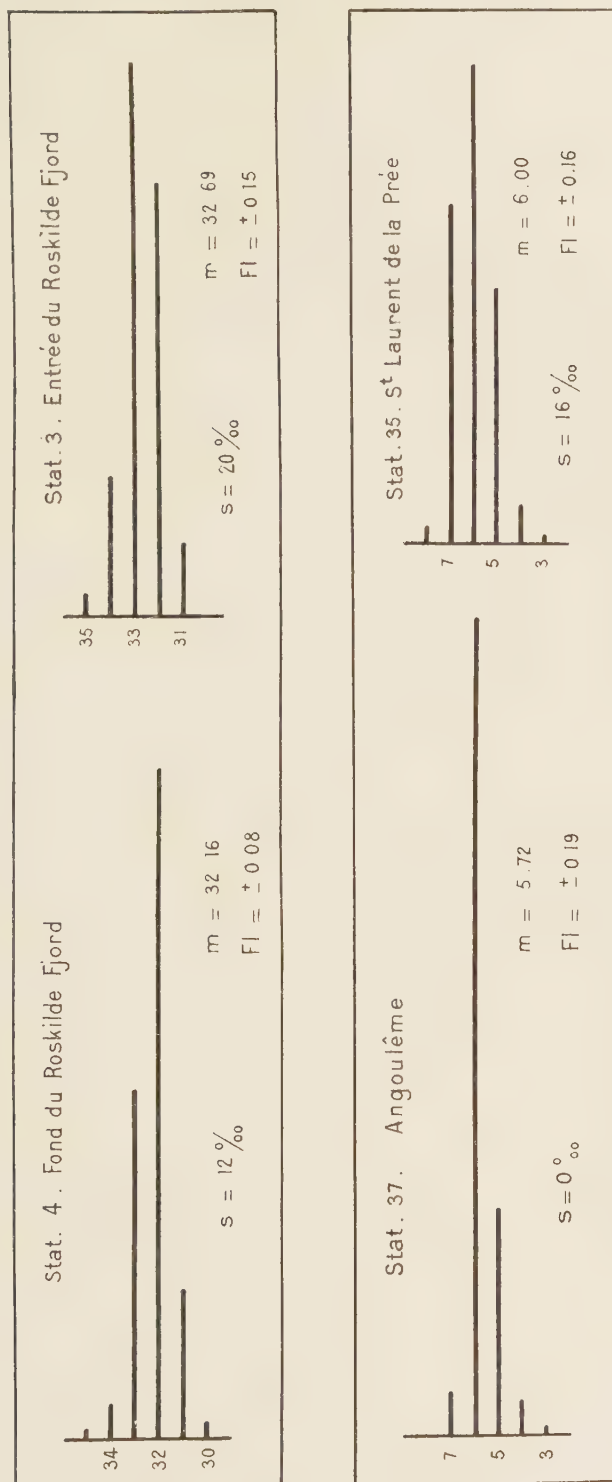


FIG. 55. — Diagrammes représentant les fluctuations du nombre des plaques latérales dans quatre Stations associées deux à deux.
 Le nombre des Épinoches est le même dans les quatre cas.
 m, moyenne des plaques.
 FI, fluctuation probable de cette moyenne.
 S, salinité exprimée en chlorures ‰.

des jeunes pris au mois d'août, avaient été des adultes, capturés en mai, comme les Épinoches d'Angoulême.

Deux particularités très remarquables de la distribution géographique des Épinoches sont la localisation de la forme **trachura** et la prédominance de la forme **semiarmata** dans la zone littorale. Je n'ai observé moi-même la première forme que dans des Stations côtières et à Caen (Stat. 15). Les Épinoches de cette localité proviennent, il est vrai, d'eau douce, mais on ne peut affirmer qu'elles n'aient une origine marine assez récente. Caen se trouve en effet à 15 kilomètres de la mer et lui est reliée à la fois par l'Orne et par un canal. En d'autres termes, la forme **trachura** n'existe qu'au-dessus du 48^{me} parallèle et dans la zone littorale. Ainsi se manifeste une double action de la température et de la salinité.

Il est possible cependant que, plus au Nord, par exemple au Danemark ou en Scandinavie, les Épinoches du type **trachura** se rencontrent dans toutes les eaux douces et même à une grande distance de la côte. J'attire sur ce point l'attention des naturalistes. Déjà SIEBOLD (1863) dit avoir reçu de Berlin et de Brême un mélange des « espèces » *G. trachurus* et *G. gymnurus*.

Dans les pays tout à fait septentrionaux existent encore des Épinoches de la forme **gymnura**. J'en ai vu, dans les collections du Muséum de Paris, qui sont originaires d'Islande et ont de 4 à 6 plaques. SMITT (1895) rappelle, d'autre part, que des Épinoches **gymnura** ont été prises au Groenland, dans le lac de Ritenbenk, par 70° de latitude Nord. Mais il est impossible de savoir si les Épinoches en question étaient mélangées ou non à des Épinoches **trachura**.

L'action des chlorures sur le développement de la cuirasse latérale des Épinoches est connue surtout depuis un mémoire de FLORENTIN (1899). Étudiant les mares salées de Lorraine, cet auteur y a découvert des Épinoches ayant plus de plaques que celles des cours d'eau avoisinants. Il voit dans ce phénomène une « réversion vers le type marin » et un rappel de caractères ancestraux. Plus tard CUÉNOT (1911) s'est servi de l'observation de FLORENTIN pour étayer sa conception de la genèse des espèces animales. De même RABAUD (1922) l'a utilisée comme exemple d'adaptation, au sens d'interaction de l'organisme et du milieu.

Voilà donc une observation dont l'importance en philosophie zoologique n'est plus à établir. Cependant je me permettrai de la ramener à sa juste valeur. Il importe de critiquer d'autant plus une observation qu'elle est davantage employée comme fondement de théories générales.

FLORENTIN ne cite en tout et pour tout que 4 Épinoches des mares salées de Vic : 2 individus de 65 mm. de longueur et ayant 10 plaques de chaque côté du corps; un individu de 70 mm., ayant 10 plaques du côté gauche et 9 plaques du côté droit; enfin un individu de 85 mm., ayant 6 plaques sur chaque flanc. L'auteur a sans doute capturé un plus grand nombre de spécimens, mais il n'a retenu que ces 4 individus qui ont dû lui paraître plus spécialement démonstratifs. Or j'ai de bonnes raisons de me méfier d'un tel choix.

Dans plusieurs de mes Stations, qu'elles soient d'eau saumâtre ou d'eau douce, il y a quelques exemplaires encore plus aberrants que ceux de FLORENTIN. Au sein d'une population du type **gymnura** se trouve, par exemple, un très petit nombre (1 %) d'Épinoches **semiarmata**. C'est ce que j'ai constaté à Louvain (Stat. 8 et 9), à Montfermeil (Stat. 16), à Santee (Stat. 21), à Machecoul (Stat. 29) et à Saint-Laurent-de-la-Prée (Stat. 35). Voir à ce sujet le Tableau de la page 107.

La figure 56 représente 6 Épinoches. Celles de gauche (A, B, C) ont été reproduites d'après les dessins de FLORENTIN et proviennent d'eau saumâtre. Or les Épinoches de droite (D, E, F), qui sont originaires de l'étang d'eau douce de Montfermeil, près de Paris (Stat. 16),

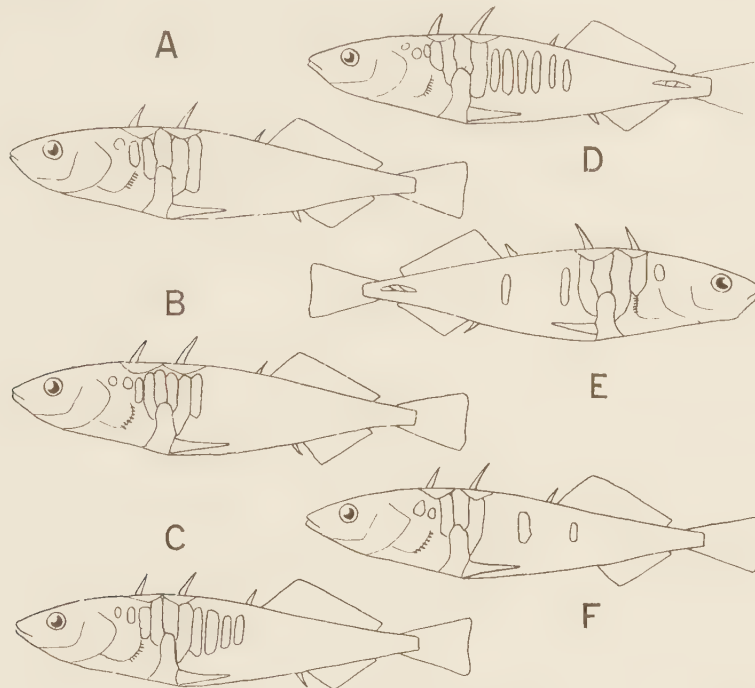


FIG. 56. — A, B, C, Épinoches des mares salées de Lorraine, d'après FLORENTIN (1899). — D, E, F, Épinoches aberrantes de l'étang d'eau douce de Montfermeil (Stat. 16).

ont encore plus de plaques (1). Les deux premières (2) sont même de la forme *semiarmata*. Je m'empresse d'ajouter qu'elles sont des individus aberrants dans la population de Montfermeil. Le gros de cette population est du type *gymnura*, avec une moyenne des plaques égale à 6.00 ± 0.27 . Rien ne prouve que les Épinoches décrites par FLORENTIN ne soient aussi des individus aberrants. Dans ce cas, leur existence ne prouverait en aucune manière une influence de la salinité.

Dans quelle mesure ai-je le droit de dire que des Épinoches sont aberrantes et ne doivent pas entrer en ligne de compte pour définir le caractère « nombre de plaques » d'une population donnée? Voici l'exemple des Épinoches de Marcoing (Stat. 11). La moyenne de leurs plaques est 5.49 ± 0.26 . Le polygone de variation, représenté en trait plein dans la figure 57 est presque rigoureusement symétrique, sauf en ce qui concerne une sorte de « queue » constituée par 3 flancs à 9 plaques, 2 flancs à 10 plaques et un flanc à 11 plaques. J'ai construit en trait interrompu, selon la méthode exposée dans le Chapitre IV (§ 9), la courbe de fréquence théorique correspondant au polygone obtenu par l'observation. On voit que le polygone résultant du calcul laisse en dehors de son contour les flancs à 9, 10 et 11 plaques. Ces derniers sont donc bien des flancs aberrants.

(1) Ces exemplaires font actuellement partie des collections du Muséum de Paris (n° 25-163).

(2) D et E sont en réalité les deux flancs d'une même Épinoche.

Qu'on ne se méprenne pas sur mon opinion relative aux Épinoches des mares salées de Lorraine. Je ne nie en aucune manière qu'elles aient plus de plaques que les Épinoches d'eau douce. Ce que j'ai observé dans d'autres endroits rend même très vraisemblable une telle « adaptation ». Mais j'affirme que FLORENTIN n'a rien démontré. Quelques Épinoches prises

au hasard ou choisies intentionnellement ne constituent pas une preuve suffisante. Ce peuvent être des Épinoches exceptionnelles. La méthode biométrique est le seul moyen, en dehors de la méthode expérimentale, d'arriver à un résultat positif.

Je n'ai pu me procurer d'Épinoches de Vic. Celles que j'ai reçues de Dieuze (Stat. 17) proviennent d'une mare alimentée par les eaux de lavage d'une butte de résidus de saline. Mais l'eau de cette Station n'est que très légèrement salée; beaucoup moins, par conséquent, que celle des mares étudiées par FLORENTIN. J'ai trouvé à Dieuze un nombre de plaques (5.57 ± 0.27) qui n'a rien de spécial.

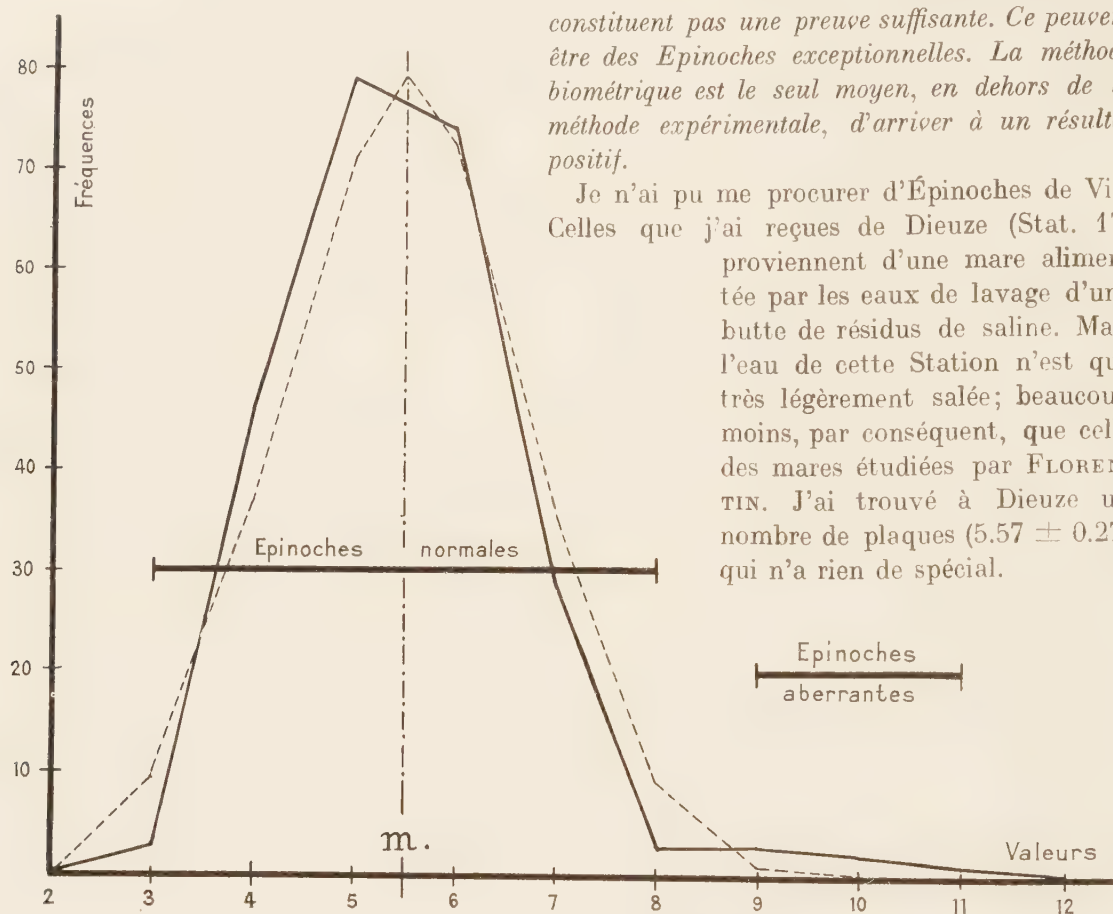


FIG. 57. — Polygone de variation (en trait plein) et courbe de fréquence théorique (en trait interrompu) du nombre des plaques latérales des Épinoches de Marcoing (Stat. 11).

§ 11. Conclusions relatives aux plaques latérales dans le genre *Gasterosteus*.

Je résume d'abord les principaux faits établis au cours des recherches précédentes.

- 1° Le nombre des plaques latérales augmente sans cesse au cours de la vie;
- 2° Toute Épinuche *gymnura* passe dans sa jeunesse par la forme *hologymna*;
- 3° Toute Épinuche *trachura* passe dans sa jeunesse par les formes successives *hologymna*, *gymnura* et *semiarmata*;

4° Chez les adultes, la fréquence des diverses plaques latérales est en raison directe de leur précocité d'apparition au cours de l'ontogénèse. Celles qui apparaissent les premières (plaques de la région pectorale) ne manquent que dans la forme *hologymna*. Celles qui se forment les dernières (plaques de la région abdominale) manquent au contraire à toutes les Épinouches, sauf à celles de la forme *trachura*;

5° Les mâles ont une moyenne de plaques un peu plus élevée que celle des femelles;

6° Le nombre des plaques est en raison directe de la latitude et, par suite, en raison inverse de la température;

7° Les formes **hologymna** et **gymnura** existent seules entre le 33° et le 46° de latitude septentrionale. A partir du 46° (au moins en France) peut s'y adjoindre la forme **semiarmata**. Enfin la forme **trachura** n'apparaît qu'au-dessus du 48°;

8° Dans les Stations septentrionales peut exister un mélange d'Épinoches adultes appartenant aux trois formes **gymnura**, **semiarmata** et **trachura**;

9° Le nombre des plaques est en raison directe de la salinité;

10° La forme **trachura** est localisée dans la zone littorale.

La forme **semiarmata**, prise en particulier, donne lieu à plusieurs considérations importantes :

1° Elle est plus souvent asymétrique que les autres formes;

2° Sa présence dans une population d'Épinoches suffit à en troubler les caractères numériques et à rendre, notamment, le nombre des plaques des mâles plus considérable ou non que celui des femelles, sans qu'aucune règle fixe puisse être émise à cet égard.

J'en ai déjà conclu que la forme **semiarmata** est particulièrement instable.

D'autre part, si l'on examine les polygones de variation du nombre des plaques dans les Stations de Roskilde Fjord (fig. 58), de Karlsham (fig. 59) et de Kjelds Nor (fig. 60), on voit que les formes **trachura** (T) et **gymnura** (G) donnent lieu à des polygones simples, subsymétriques, à un seul sommet. Au contraire, les Épinoches **semiarmata** (S) déterminent un polygone complexe et plurimodal. Il en découle que les formes **trachura** et **gymnura** sont des formes pures, tandis que la forme **semiarmata** est un mélange de formes secondaires.

J'ai essayé vainement de décomposer la forme **semiarmata** en ses divers constituants. L'examen des figures ci-jointes montre que les sommets des polygones de variation correspondant à cette forme (polygones hachurés) ont pour abscisses les valeurs 11, 12, 14, 15, 16, 18, 20, 22, 24, 25, 28 et 31. Autrement dit ces sommets n'offrent pas une constance ni une netteté suffisantes pour caractériser des formes nouvelles. Il est impossible, notamment, de distinguer une forme *semiloricata* ayant en moyenne 20 plaques, une forme *semiarmata* (*sensu stricto*) ayant en moyenne 25 plaques et une forme *neustriana* ayant 28 à 30 plaques, comme l'ont pensé à tort, après examen d'un trop petit nombre d'exemplaires, des naturalistes comme CUVIER et VALENCIENNES (1829), BLANCHARD (1866) et SAUVAGE (1874).

Je reviens maintenant à l'interprétation des formes **hologymna**, **gymnura**, **semiarmata** et **trachura**.

On se souvient que ce sont : 1° des étapes successives de l'ontogénèse; 2° des formes qui apparaissent les unes après les autres, dans l'ordre indiqué, lorsqu'on s'élève du Sud vers le Nord.

Tout se passe comme si les formes incomplètes **hologymna**, **gymnura** et **semiarmata** résultaient d'arrêt de développement de la forme complète **trachura**. C'est du moins l'hypothèse qui me paraît le mieux convenir à l'explication des faits.

Un stade ontogénétique ne peut être franchi que dans des conditions assez précises de température et de salinité. C'est ainsi que les formes **hologymna** et **gymnura** sont seules possibles en

Algérie, en Italie et dans le Midi de la France. De même la forme *semiarmata* ne peut se réaliser, en eau saumâtre, qu'à partir de la latitude approximative de Saint-Laurent-de-la-Prée (46° N.), et en eau douce, qu'à partir de la région parisienne. Enfin la forme *trachura* n'arrive à son entier développement que dans la zone côtière du Nord de la France, de la Belgique et des pays plus septentrionaux.

Au point de vue de leurs limites méridionales, je suis tenté de comparer les formes d'Épinoches aux formes cristallines d'un corps polymorphe. On sait, par exemple, que le soufre octaédrique est la forme stable de ce corps à la température ordinaire; tandis que le soufre prismatique est la forme stable à température élevée. Du soufre prismatique se transforme par refroidissement en soufre octaédrique et inversement. Sous la pression de une atmosphère, la température de transformation est 95°6; elle est environ 130° pour une pression de 1.000 atmosphères... Autrement dit le passage d'une forme à l'autre est fonction de la température et de la pression. On peut construire une courbe de transformation rapportée à deux axes de coordonnées. Cette courbe divise le plan en deux régions, en deux domaines de stabilité, qui correspondent respectivement au soufre octaédrique et au soufre prismatique.

En ce qui concerne les formes d'Épinoches, la courbe-limite méridionale de chacune d'elles est fonction de la latitude (ou température) et de la salinité. Elle divise aussi le plan en deux régions: une région Sud où la forme considérée est impossible; une région Nord où elle peut exister. J'ai construit approximativement (fig. 61), sans tenir compte de l'absence des Épinoches dans les régions montagneuses, les courbes-limites des formes *semiarmata* et *trachura*. Le grisé représente l'habitat de la forme *gymnura*; les hachures verticales représentent celui de la forme *semiarmata*; les hachures horizontales, formant un quadrillage avec les verticales, représentent celui des Épinoches *trachura* (littoral de la Manche). On voit

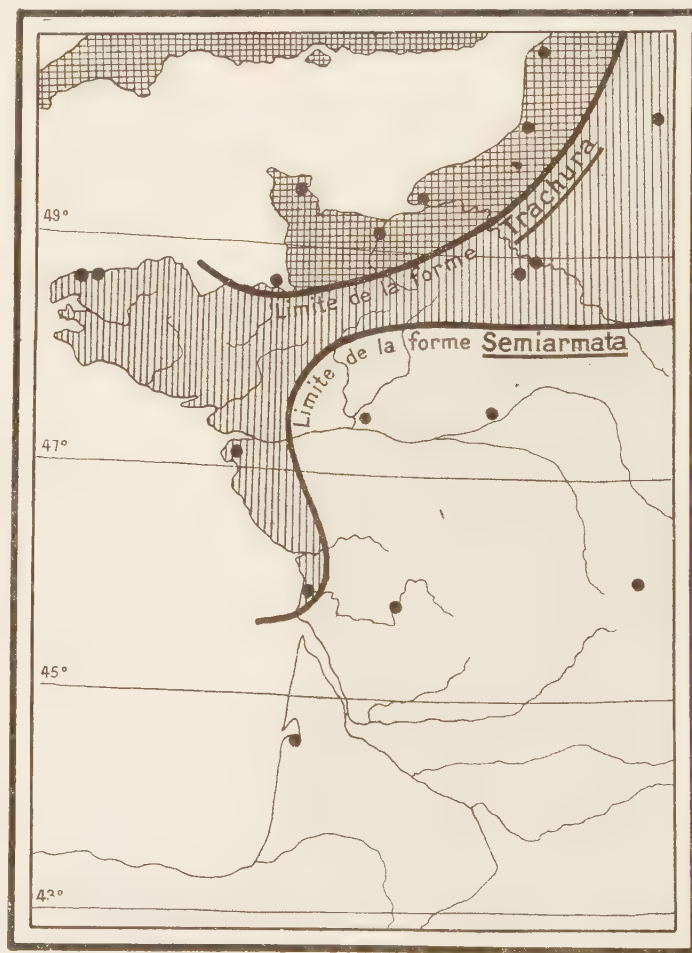


FIG. 61. — Carte montrant l'extension en France des trois formes *gymnura* (grisé), *semiarmata* (hachures verticales) et *trachura* (hachures horizontales formant quadrillage avec les précédentes).

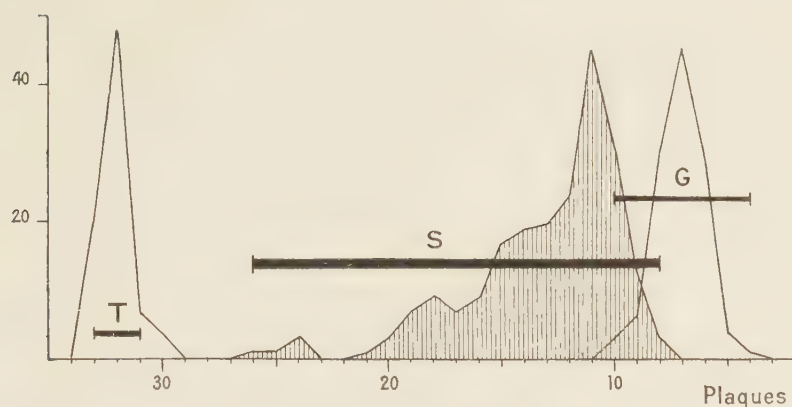


FIG. 58. — Stat. 4, *Fond de Roskilde Fjord*. — Polygone de variation du nombre des plaques de la génération jeune. Coexistence des 3 formes *gymnura* (G), *semiarmata* (S) et *trachura* (T). Dans cette figure et dans les deux suivantes le nombre total des Épinoches a été ramené à la même valeur.

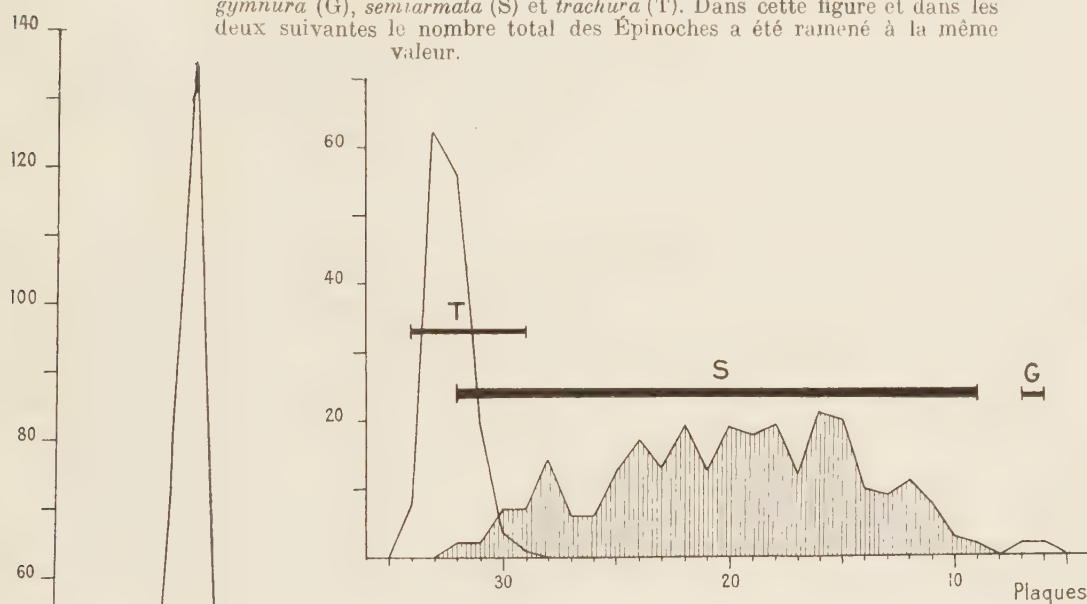


FIG. 59. — Stat. 2, *Karlsham*. — Polygone de variation du nombre des plaques de la génération adulte. Même remarque que précédemment.

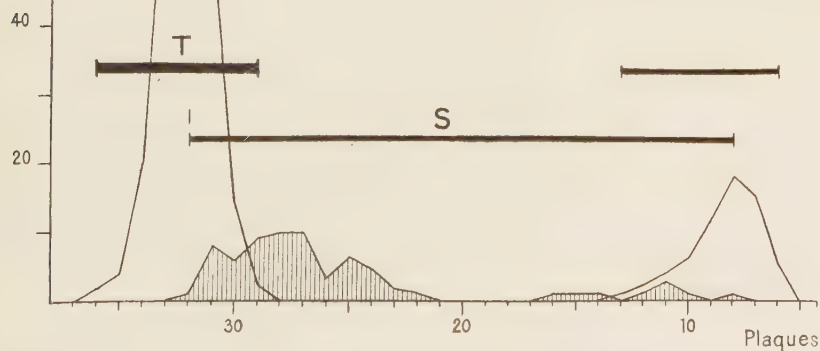


FIG. 60. — Stat. 5, *Kjelds Nor*. — Polygone de variation du nombre des plaques de la génération adulte. Même remarque que dans les deux figures précédentes.

que la limite de l'habitat des Épinoches semi-armées s'infléchit profondément, sur le littoral du Sud-Ouest, jusqu'à l'embouchure de la Gironde.

L'hypothèse que les formes **hologymna**, **gymnura** et **semiarmata** résultent d'arrêts de développement de la forme **trachura**, permet d'expliquer un certain nombre de faits :

D'abord la relation entre la fréquence des diverses plaques et leur date d'apparition au cours de l'ontogénèse.

Puis la croissance ininterrompue des plaques pendant toute la vie. Une Épinoche **gymnura** étant inachevée tend toujours à se compléter, sans jamais y parvenir si les conditions externes ne s'y prêtent pas.

Ensuite la présence, dans un grand nombre de populations du type **gymnura**, de quelques individus semi-armés. Ces exemplaires révèlent une forme qui est en puissance chez toutes les Épinoches **gymnura**.

Enfin le mélange de toutes les formes dans certaines Stations septentrionales. Pour des raisons diverses, que je ne puis préciser, un nombre plus ou moins grand de spécimens conservent les formes **gymnura** et **semiarmata**. Peut-être est-ce l'effet d'une sous-alimentation ou d'un état morbide.

J'ai dit qu'on a beaucoup discuté au sujet de l'adaptation des Épinoches à l'eau saumâtre. Leur acquisition de plaques surnuméraires a passé pour un moyen de protection, soit contre la salure elle-même, soit contre des ennemis plus voraces et plus nombreux qu'en eau douce. RABAUD (1922) a fait justice de ces affirmations erronées. Se plaçant au point de vue du métabolisme, c'est-à-dire des réactions physico-chimiques qui se passent dans l'être vivant et entre celui-ci et le milieu extérieur, il a pu dire, avec juste raison, que « les plaques (des Épinoches), loin de constituer par elles-mêmes l'adaptation, n'en sont qu'une conséquence, sans effet utile comme sans effet nuisible... Ce revêtement résulte des échanges spéciaux que les Épinoches effectuent dans le milieu salé, marin ou non ». Je complète en disant que les réactions du complexe organisme $\times$ milieu se traduisent, tout simplement, par un arrêt plus ou moins tardif de l'évolution ontogénique.

II. PLAQUES LATÉRALES OSSEUSES DANS LE GENRE PYGOSTEUS

§ 12. **Historique.** — Créateur de l'espèce *Gasterosteus (Pygosteus) pungitius*, LINNÉ (1758) ne fait aucune allusion à la carène caudale qui devait exister chez ses exemplaires types provenant de Suède. Ainsi en est-il également jusqu'à CUVIER et VALENCIENNES (1829). Ces auteurs sont les premiers qui distinguent une forme carénée et une forme à queue lisse. A la première ils réservent le nom spécifique de *G. pungitius*, tandis que la seconde est considérée par eux comme une variété *lævis* de l'espèce principale. Plus tard, la variété *lævis* est élevée au rang d'espèce, en particulier par BLANCHARD (1866) et SAUVAGE (1874).

KESSLER (1860) décrit une nouvelle espèce d'Épinochettes, *Pygosteus platygaster*, d'après des spécimens trouvés dans le port d'Odessa, au début de juillet. Ce sont des adultes. Leurs flancs sont garnis d'une série continue de plaques osseuses, au nombre de 29 ou 30, qui

s'étendent depuis la clavicule jusqu'à la naissance de la nageoire caudale (fig. 62, C). D'ailleurs ces plaques ne forment jamais une cuirasse aussi régulière, ni aussi développée, que celle des Épinoches. Beaucoup d'entre elles sont de simples nodules arrondis et granuleux.

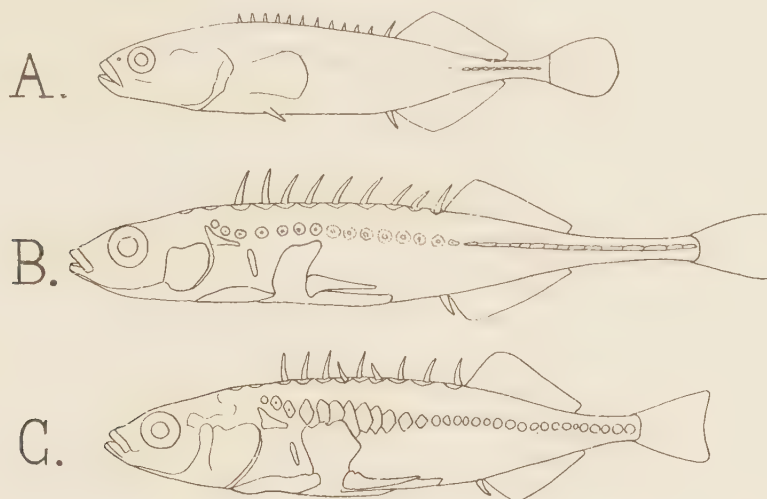


FIG. 62. — Différentes formes de *Pygosteus*. — A. Forme *carinata* ; B. Forme *trachura-gracilis*, d'après une Épinochette de Boston ; C. Forme *trachura-brevis*, d'après une Épinochette d'Odessa.

Des Épinochettes du Dniepr, plus petites et plus jeunes que les précédentes, n'ont que 5 à 10 plaques. L'auteur ne dit pas si celles-ci se trouvent sur le thorax ou sur la queue.

L'espèce *P. platygaster* a été retrouvée dans toute la région Pontique : cours inférieur du Danube, mer Caspienne, mer d'Aral.

Une Épinochette de Chine a été décrite par GUICHENOT (1869) sous le nom de *Pygosteus sinensis*. Les exemplaires, tous de petite taille, font partie des collections du Muséum de Paris (n° 5228). Ils possèdent une rangée de petites plaques dans toute la longueur du corps.

Il en est de même pour des Épinochettes japonaises auxquelles STEINDACHNER (1880) et JORDAN et SNYDER (1901) ont donné les noms de *Pygosteus japonicus* et *P. undecimalis* (fig. 62, A).

Enfin SAUVAGE (1874) considère comme formant une espèce nouvelle des Épinochettes de New-York et de Boston qui appartiennent au Muséum de Paris (nos 7111, 9383, 9384, 9385). D'après SAUVAGE, l'espèce *Pygosteus blanchardi* aurait une carène caudale composée de 15 à 17 plaques. J'ai examiné à nouveau les spécimens du Muséum. La majorité d'entre eux offre bien le caractère indiqué ; mais d'autres ont aussi des plaques dans les régions thoracique et abdominale (fig. 62, B). Parfois même ces dernières sont à peine visibles, de telle sorte qu'il y a des Épinochettes possédant des plaques antérieures et des plaques caudales, avec une lacune dans la région intermédiaire. C'est la répétition de la forme *semiarmata* déjà rencontrée chez les Épinoches.

§ 13. **Définition précise de quatre formes d'Épinochettes.** — Les renseignements fournis par la bibliographie, joints à ceux que m'a procurés l'étude d'environ 400 Épinochettes provenant de diverses Stations, me conduisent à distinguer 4 formes :

a) Forme **trachura** — cuirasse latérale complète, étendue sur chaque flanc depuis la ceinture scapulaire jusqu'à la naissance de la caudale (fig. 62, B et C);

b) Forme **semiarmata** — cuirasse latérale plus ou moins interrompue sur chaque flanc; il y a un groupe de plaques antérieures ou thoraciques et un groupe de plaques postérieures formant une carène caudale;

c) Forme **carinata** — seulement une carène caudale (fig. 62, A);

d) Forme **hologymna** — pas de plaques latérales. On pourrait aussi l'appeler forme *lævis* en souvenir de la variété conçue par CUVIER et VALENCIENNES.

Je ne crois pas qu'il existe en outre une forme **gymnura**, caractérisée par la possession de plaques seulement au niveau de la branche montante du bassin et dépourvue de carène caudale. BERG (1907) a commis une erreur en considérant comme telles les Épinochettes de la mer Noire (*P. platygaster*).

Les formes que je viens de nommer, pas plus que celles du genre *Gasterosteus*, ne sont des espèces particulières, ni même des variétés ou des races locales. Elles peuvent coexister, en proportions variables, dans certaines populations. Le mélange des formes **hologymna** et **carinata** est particulièrement fréquent. La carène peut exister d'un côté de la queue et faire défaut de l'autre côté. L'observation de petites Épinochettes d'Ostende (Stat. 7) m'a permis d'établir que la carène caudale ne commence à devenir visible que chez des individus ayant une longueur totale de 20 à 30 mm. C'est donc un caractère d'acquisition tardive. Enfin la comparaison de beaucoup d'exemplaires montre qu'une Épinochette de la forme **trachura** passe successivement, dans sa jeunesse, par les formes **hologymna**, **carinata** et **semiarmata**.

Une comparaison s'impose avec la croissance des plaques dans le genre *Gasterosteus*. Chez celui-ci les premières plaques apparaissent dans la région thoracique; celles de la queue ne se forment que tardivement. L'inverse a lieu dans le genre *Pygosteus*: ce sont les plaques de la carène caudale qui se constituent les premières. C'est pourquoi, dans le genre *Pygosteus*, la forme **carinata** tient lieu de forme **gymnura**.

Je puis ajouter, d'autre part, que les Épinochettes carénées sont plutôt septentrionales, tandis que les Épinochettes à queue lisse appartiennent d'ordinaire aux contrées méridionales. Ainsi se manifeste une influence de la température. Aux environs de Poitiers (Stat. 30), à Angoulême (Stat. 37) et à Bordeaux (Stat. 39), c'est-à-dire vers la limite méridionale du genre *Pygosteus*, existe seulement la forme **hologymna**. Au contraire, à Louvain (Stat. 10), à Ostende (Stat. 7) et au fond de Roskilde Fjord (Stat. 4), je n'ai pu trouver que la forme **carinata**. Dans les Stations intermédiaires (Stat. 13, 14, 25, 27) se rencontre un mélange des deux formes. Les Épinochettes de Louvain ont en moyenne 4,84 plaques à leur carène caudale; celles de Roskilde Fjord, localité la plus septentrionale que j'ai étudiée, en ont 9,34.

III. ÉPINES DORSALES DANS LES GENRES GASTEROSTEUS, PYGOSTEUS ET SPINACHIA

§ 14. **Historique des idées relatives aux épines dorsales.** — Les Épinoches *sensu stricto* (genre *Gasterosteus*) ont 3 épines dorsales, dont les deux premières tiennent lieu d'une nageoire antérieure et la troisième est le premier rayon de la nageoire postérieure.

Cependant les naturalistes qui ont eu en mains de grandes collections d'Épinoches n'ont point manqué d'observer des individus à 4 épines. Quelques-uns en ont fait des espèces distinctes sous les noms de *G. tetracanthus* CUVIER ET VALENCIENNES, *G. spinulosus* YARREL, *G. quadrispinosa* CRESPON.

SAUVAGE (1874) propose même implicitement de les élever au rang d'un genre nouveau.

Il est d'abord remarquable que les Épinoches à 4 épines ont été trouvées en des localités très différentes et toujours parmi un beaucoup plus grand nombre d'Épinoches normales. Des Faunes locales les signalent en Anjou, dans la Moselle, à Bayonne, à Nîmes, à Édembourg, à Stockholm, dans la baie de Kiel, etc. CANESTRINI (1865) a constaté que cette anomalie, comme il dit, est assez commune. Sur 50 Épinoches de Modène, il en a trouvé 5 ayant 4 épines sur le dos et 2 portant un aiguillon rudimentaire entre la seconde épine et la troisième. LUNEL (1881) a découvert un spécimen à 4 épines dans un lot de 635 Épinoches de Florence. Par contre, à Villeneuve-sur-Lot, il a vu prédominer la forme tétracanthé.

De tels faits ont conduit plusieurs auteurs à considérer les Épinoches à 4 épines comme de simples monstruosités. C'est le cas de JENYNS (1835), de MALMGREN (1864), de CANESTRINI et de LUNEL déjà cités. JENYNS ne fait aucune difficulté pour reconnaître que son *G. spinulosus* « differs in no essential particulars from the last species (*G. aculeatus*), excepting in being smaller, and having an additional dorsal spine, situate half-way between the second and third of the ordinary ones ». *G. spinulosus* « is possibly a mere variety of the last species ».

A l'opposé des Épinoches à 4 épines ont été décrits des individus à 2 épines. CRESPON (1844) les nomme *G. nemausensis* ou de Nîmes. NORDMANN (1840) et KESSLER (1859) en font une espèce nouvelle sous le nom de *G. biarmatus*. Il s'agit en réalité, comme pour les Épinoches à 4 épines, d'aberrations pouvant survenir dans une quelconque des formes d'Épinoches.

Enfin PEERS (1864) a pris en rivière une Épinoche à 5 épines dorsales.

§ 15. **Épinoches à 4 épines. Analyse d'un mémoire de Heincke (1889).** — Étudiant près de 10.000 Épinoches au point de vue du nombre de leurs épines dorsales, HEINCKE en a observé 1 % à 4 épines. J'ai moi-même porté mes recherches sur ce sujet et suis arrivé à un pourcentage un peu supérieur (3.7 %).

STATION		NOMBRE D ÉPINOCHES OBSERVÉES	POURCENTAGE DES FORMES		
			TERACULEATA	TETRACANTHA	BIARMATA
1	Drobak	323	99.38	0.62	"
2	Karlsham	342	98.84	1.16	"
8	Louvain	62	89.56	10.44	"
9	Louvain	99	93.94	6.06	"
11	Marcoing	120	99.17	0.83	"
13	Saint-Vaast-la-Hougue	42	85.72	14.28	"
16	Montfermeil	126	99.21	0.79	"
20	Roscoff (1)	300	97.34	2.66	"
20	Roscoff (2)	314	99.69	0.31	"
33	Sierre	304	99.67	0.33	"
38	Valence	188	95.73	4.27	"
40	Le Teich (3)	414	98.55	1.45	"
41	Velleron	299	98.34	0.33	1.33
45	Alger	37	91.90	5.40	2 70

(1) Août 1921. — (2) Août 1924. — (3) Août 1923.

Je fais remarquer que la quantité % d'Épinoches à 4 épines est indépendante de l'âge, du sexe, de la température et de la salinité, c'est-à-dire des quatre facteurs principaux de la variation des autres caractères numériques. Elle se présente, d'autre part, non point comme une fluctuation, mais comme une mutation.

Il est enfin un autre argument de grande valeur qui plaide en faveur de la même idée. C'est la position de la 4^e épine, dite épine surnuméraire, par rapport aux épines normales. HEINCKE a montré que cette position n'est point constante.

Le dos de toute Épinoche normale porte une série de 8 plaques osseuses alignées depuis l'arrière du crâne jusqu'au premier rayon de la nageoire dorsale. Les plaques III-IV et V-VI sont respectivement fusionnées deux à deux, de telle sorte que 6 plaques seulement sont apparentes (fig. 63, b). Les 3 épines dorsales sont insérées sur les plaques III, V et VIII, ce que l'on écrit, d'après la formule de HEINCKE, où les chiffres romains désignent les plaques et les chiffres arabes représentent les épines :

$$I \quad II \quad III_1 \quad IV \quad V_2 \quad VI \quad VII \quad VIII_3$$

La 4^{me} épine, quand elle existe, peut se trouver sur les plaques II, IV, VI ou VII. Elle n'a donc pas toujours la même valeur morphologique et ne peut servir de caractère spécifique.

Il y a quatre types d'Épinoches :

$$\begin{array}{l} I \quad II \quad III_1 \quad IV \quad V_2 \quad VI \quad VII_4 \quad VIII_3 \\ I \quad II \quad III_1 \quad IV \quad V_2 \quad VI_4 \quad VII \quad VIII_3 \\ I \quad II \quad III_1 \quad IV_4 \quad V_2 \quad VI \quad VII \quad VIII_3 \\ I \quad II_4 \quad III_1 \quad IV \quad V_2 \quad VI \quad VII \quad VIII_3 \end{array}$$

Le premier type, dans lequel l'épine surnuméraire se trouve sur la plaque VII, est de

beaucoup le plus répandu. HEINCKE l'a rencontré chez 90.2 % de ses Épinoches à 4 épines. Je l'ai moi-même trouvé dans 75.9 % des cas. Ensuite vient le deuxième type, caractérisé par la présence de l'épine surnuméraire sur la sixième plaque devenue indépendante de la cinquième (fig. 63, a). Sa fréquence % est 6.6 d'après HEINCKE et 24.1 d'après mes propres observations. Quant aux troisième et quatrième types, ils sont extrêmement rares et me sont personnellement inconnus.

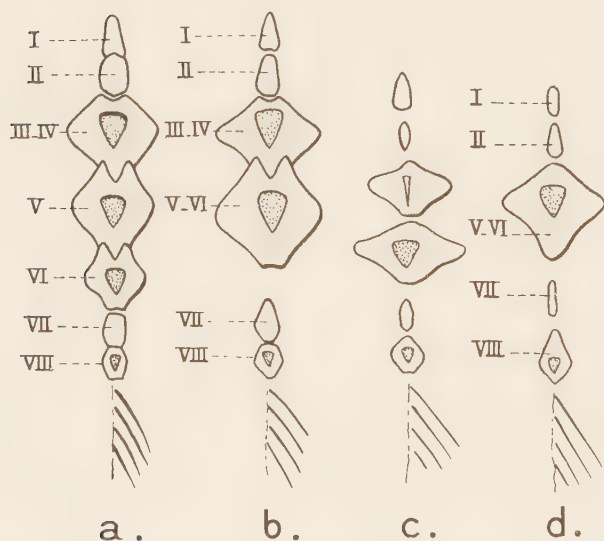


FIG. 63. — Plaques dorsales de *Gasterosteus*. — a. Forme *tetracantha* avec épine surnuméraire sur la plaque VI qui s'est séparée de la plaque V; b. Forme *teraculeata* normale; c. Forme *teraculeata* avec atrophie de la première épine; d. Forme *biarmata*.

§ 16. **Épinoches à 2 épines.** — Ces Épinoches anormales, signalées par CRESPON dans les eaux dormantes de la plaine de Nîmes, et par NORDMANN et KESSLER dans les lacs de Crimée, n'ont cependant jamais été décrites. Je suis en mesure de réparer cette lacune grâce à plusieurs spécimens de Velleron (Stat. 41) et d'Alger (Stat. 45).

Dans la plupart des exemplaires (1), il n'y a que 5 plaques dorsales apparentes (fig. 63, *d*). Une grande épine est insérée sur la troisième plaque et une petite épine sur la dernière plaque. Une difficulté surgit : la plaque qui porte la grande épine doit-elle être numérotée III-IV ou V-VI. Je n'aurais pu le décider sans l'aide d'une Épinoche de Velleron qui m'a offert un passage entre les individus à 2 épines et les spécimens normaux. On voit (fig. 63, *c*) qu'il s'agit d'une Épinoche ayant 6 (ou plus exactement 8) plaques dorsales. Mais la plaque III-IV est petite et porte une épine rudimentaire non articulée. C'est une plaque en voie de régression. On peut donc admettre que la grande plaque des individus à 2 épines est la plaque V-VI des Épinoches normales ou équivaut à l'ensemble des plaques III-IV-V-VI qui seraient fusionnées.

§ 17. Conclusions relatives aux épines dorsales dans le genre *Gasterosteus*.

Manifestement on ne peut considérer les Épinoches à 4 ou à 2 épines comme appartenant à des espèces particulières. *Ce sont des formes aberrantes qui peuvent apparaître, en nombre variable, dans une population quelconque.* Je les nommerai formes **tetracantha** et **biarmata**. Ces noms rappellent les noms spécifiques imaginés par CUVIER et VALENCIENNES et NORDMANN, sans pouvoir être confondus avec eux, grâce à leur désinence féminine. Aux Épinoches normales à 3 épines, je réserverai le nom de forme **teraculeata**. Cette appellation aura l'avantage de sortir de l'oubli le nom que LACÉPÈDE (1802) donnait aux Épinoches.

Je fais remarquer que la forme **tetracantha** est elle-même composée de quatre sous-formes correspondant aux types distingués par HEINCKE.

§ 18. **Épines dorsales dans les genres *Pygosteus* et *Spinachia*.** — Le nombre des épines est beaucoup plus grand et par suite plus variable dans ces deux genres que dans le précédent. J'ai étudié les épines dorsales de 317 Épinochettes (*Pygosteus*) provenant de 11 Stations. Leur variabilité est résumée dans le Tableau XVI. On voit qu'il y a le plus souvent 9 épines (dans 53 % des cas); mais il se présente aussi des Épinochettes à 8 et à 10, à 7 et à 11 épines. Autrement dit ce caractère obéit à la loi des écarts ou loi de Gauss : c'est un caractère fluctuant.

Il en est de même dans le genre *Spinachia*. Malheureusement je n'ai pu étudier qu'une centaine d'Épinoches de mer qui m'ont été envoyées de la région de Roscoff. Le nombre des épines y est en général de 15 (dans 83 % des cas). Voici d'ailleurs les résultats obtenus :

Épines	13	14	15	16
Individus	3	4	83	10

Ainsi le nombre des épines dorsales donne lieu à des fluctuations chez les Épinochettes et les Épinoches de mer. Or j'ai montré qu'il n'en est pas exactement ainsi chez les *Gasterosteus*. Ces derniers ont un nombre d'épines très faible et à peu près constant. Lorsqu'il apparaît, dans une population de *Gasterosteus*, quelques spécimens à 2 ou à 4 épines, on est en droit de considérer ceux-ci comme des individus anormaux : la monstruosité n'est que le résultat d'une variation accidentelle. On peut encore dire que la variabilité du nombre des aiguillons dorsaux est normale dans les genres *Pygosteus* et *Spinachia*, tandis qu'elle est anormale dans le genre *Gasterosteus*. Tout se ramène, en définitive, à une question de probabilité des écarts par rapport au type moyen. Les épines nombreuses des *Pygosteus* et des *Spinachia* varient fréquemment et régulièrement; au contraire les épines en petit nombre des *Gasterosteus* varient rarement et sans règle fixe.

(1) Ils font actuellement partie des collections du Muséum de Paris (n° 25-166).

On peut comparer les épines dans le genre *Gasterosteus* aux doigts dans l'espèce humaine, et leur variation à la polydactylie. Pourquoi dit-on (1) que cette dernière est une mutation? Parce qu'elle apparaît soudain chez un très petit nombre d'individus, lesquels se trouvent ainsi isolés au milieu d'une quantité beaucoup plus considérable d'individus normaux. Les Épinoches à 2 ou à 4 épines se présentent dans les mêmes conditions.

Il est difficile de se faire une idée précise de l'influence des facteurs externes sur le nombre des épines dorsales des Épinochettes. L'examen du Tableau XVI montre cependant qu'il est plus élevé dans les Stations septentrionales (Danemark, Belgique, Nord de la France) que dans les Stations méridionales. La moyenne de 9.50 n'est atteinte et dépassée qu'à partir de la latitude d'Harfleur (49° N.).

IV. RAYONS DES NAGEOIRES DORSALE ET ANALE DANS LES GENRES GASTEROSTEUS, PYGOSTEUS ET SPINACHIA

§ 49. **Fluctuations du nombre des rayons dans le genre *Gasterosteus*.** — Il peut venir à l'esprit que le nombre des rayons aux nageoires est constant chez toutes les Épinoches d'une même espèce et constitue par suite un excellent caractère de diagnose. C'est ainsi que YARREL (1859) croit pouvoir distinguer les soi-disant espèces *Gasterosteus gymnurus*, *G. semiarmatus* et *G. trachurus* par le nombre des rayons mous aux nageoires pectorales, dorsale et anale :

<i>G. gymnurus</i>	11 P,	10 D,	8 A.
<i>G. semiarmatus</i>	10 P,	10 D,	9 A.
<i>G. trachurus</i>	10 P,	9 D,	8 A.

Malheureusement ces formules sont fausses, ou plutôt n'expriment que des cas individuels. GÜNTHER (1859) et MOREAU (1881) sont plus près de la vérité quand ils écrivent des formules radiaires analogues à la suivante :

10-12 P,	10-12 D,	8-9 A.
----------	----------	--------

Une seconde idée à laquelle on peut avoir tendance à se rallier est que le nombre des rayons varie sous l'influence du milieu (température, salinité, etc.) et permet de définir des races locales. N'a-t-on pas, en effet, reconnu l'existence d'une race européenne et d'une race américaine de Maquereaux (*Scomber scombrus* L.) en comptant les rayons de leurs nageoires dorsales? Pour des raisons analogues, les Plies (*Pleuronectes flesus* L.) de la mer du Nord et celles de la Baltique semblent constituer deux races distinctes ; ainsi que les Anchois (*Engraulis encrassicholus* L.) de la Méditerranée opposés à ceux de l'océan Atlantique.

J'ai compté les rayons dorsaux et anaux de toutes mes Épinoches. Les résultats numériques constituent les Tableaux VIII, XI et XII. Voici les conclusions que l'on peut en tirer :

1° *Le nombre des rayons dorsaux et le nombre des rayons anaux sont des caractères fluctuants.* Leurs aires de variation respectives sont 8-14 rayons et 6-13 rayons ;

2° *Les mâles ont généralement un peu plus de rayons que les femelles ;*

(1) Voir BLARINGHEM (L.), Les Transformations brusques des êtres vivants. *Bibliothèque de Philosophie scientifique*, Paris, 1911.

3° *Aucune influence nette de la température ni de la salinité ne peut être mise en évidence.* C'est ainsi que la Station 1 a moins de rayons dorsaux que la Station 43, mais plus que la Station 44. La Station 2 a autant de rayons dorsaux que la Station 33 (1). Il y a trop de discordance entre les résultats pour qu'on puisse rien conclure. A l'inverse du nombre des plaques, celui des rayons aux nageoires paraît varier sans cause apparente;

4° *Il n'existe pas de races d'Épinoches distinctes par leurs moyennes dorsale et anale.* Celles-ci empiètent toujours largement les unes sur les autres entre localités voisines ou non. Un graphique analogue à celui de la page 109 montrerait que les triangles sont presque tous superposés.

§ 20. **Corrélation entre les nageoires dorsale et anale dans le genre *Gasterosteus*.** — *A priori*, trois cas peuvent se produire : ou bien les nageoires dorsale et anale varient indépendamment l'une de l'autre ; ou bien à toute augmentation de la première correspond une augmentation de la seconde (corrélation directe) ; ou bien à tout accroissement du nombre des rayons dorsaux correspond une diminution du nombre des rayons anaux (corrélation inverse). Si ce dernier cas était réalisé, la somme totale des rayons pourrait être constante et servir de caractère générique ou spécifique.

Considérons par exemple les Épinoches de Roskilde Fjord (Stat. 4). On trouvera ci-dessous le Tableau à double entrée correspondant aux nageoires dorsale et anale de 400 spécimens. Les fréquences maxima (nombres en caractères gras) des diverses séries horizontales se trouvent au voisinage d'une des diagonales du Tableau. En outre cette diagonale est celle

CARACTÈRES CORRÉLATIFS		RAYONS DORSAUX				SOMMES
		13	12	11	10	
RAYONS ANAUX	10	5	12	6	.	23
	9	11	97	58	5	171
	8	1	54	114	21	190
	7	.	1	7	8	16
SOMMES		17	164	185	34	400

qui va de l'angle des valeurs les plus fortes (10 et 13) à celui des valeurs les plus faibles (7 et 10). Ce sont les caractères d'une *corrélation directe*. D'ailleurs le coefficient r est égal à $+ 0,43$ (2)

§ 21. **Corrélation entre le nombre des épines et le nombre des rayons dorsaux dans les genres *Pygosteus* et *Spinachia*.** — Les épines dorsales des Gastérostéidés sont les premiers rayons devenus épineux et libres d'une ancienne nageoire dorsale continue. On peut donc penser que l'accroissement du nombre des épines se fait au détriment du nombre

(1) qui est, il est vrai, une Station de montagne.

(2) Sa valeur est $+ 0,37$ au Teich (Stat. 40).

des rayons mous. Il en est bien ainsi, *grosso modo*, lorsqu'on passe d'un genre à un autre de la famille. C'est ce qu'indique le Tableau ci-dessous. Mais en est-il de même entre individus d'une même population? Autrement dit, les individus qui ont le plus d'épines dorsales ont-ils aussi le moins de rayons mous à leur nageoire? Y a-t-il corrélation inverse entre ces deux caractères?

GENRE	ÉPINES DORSALES	RAYONS MOUS
Gasterosteus	2—4	11—13
Apeltes	4—5	10—12
Eucalia	5—6	10—11
Pygosteus	8—10	9—11
Spinachia	14—16	6—7

Je vais considérer les Épinoches de mer et les Épinochettes que j'ai reçues de divers endroits. Un lot de 125 *Spinachia* originaires de Roscoff m'a fourni le coefficient de corrélation $r = -0.11$. La corrélation, bien que faible, est nettement inverse. Par contre 203 *Pygosteus* m'ont donné $r = +0.04$. Dans ce cas la corrélation est à peu près nulle; le nombre des épines et le nombre des rayons mous sont deux caractères indépendants; les fréquences

maxima du Tableau à double entrée sont disposées d'une manière quelconque (Voir ci-dessous).

CARACTÈRES NON CORRÉLATIFS		ÉPINES DORSALES				SOMMES
		11	10	9	8	
RAYONS DORSAUX	13	.	1	.	.	1
	12	.	2	2	.	4
	11	2	13	41	8	64
	10	2	32	64	15	113
	9	2	3	9	6	20
	8	.	1	.	.	1
SOMMES		6	52	116	29	203

Il est intéressant de comparer ces résultats à celui que DUNCKER (1897) a obtenu avec un matériel tout différent. Il a compté les rayons épineux et les rayons mous de la nageoire dorsale de 1900 Grémilles (*Acerina cernua* L.) provenant du cours inférieur de l'Elbe. On sait que les *Acerina* possèdent une seule dorsale dont la partie antérieure est épineuse et séparée par une simple échancrure de la partie postérieure molle. Dans ces conditions de *dorsale unique*, la corrélation inverse entre les deux parties est beaucoup plus nette que chez les Gastérostéidés. Le coefficient de corrélation est égal à -0.38 . Chez les *Cottus gobio* L. où les deux parties de la nageoire dorsale sont mieux séparées l'une de l'autre que chez les Grémilles, mais moins que chez les Épinoches, la corrélation prend une valeur intermédiaire. En d'autres termes, à mesure que les nageoires impaires se séparent davantage, leurs fluctuations deviennent plus indépendantes.

V. VERTÈBRES DANS LE GENRE GASTEROSTEUS

§ 22. **Historique sommaire des travaux relatifs aux fluctuations de la colonne vertébrale chez les Téléostéens.** — Avec l'étude des vertèbres, plus encore qu'avec celle des rayons dorsaux et anaux, j'aborde l'examen d'un caractère qui a fait l'objet de nombreuses recherches en dehors des Gastérostéidés. Je vais d'abord résumer très brièvement les plus récentes de ces recherches, afin de pouvoir ensuite leur comparer les résultats de mes propres investigations. Je me limiterai aux cas des Anchois, des Sardines, des Anguilles et des *Zoarces viviparus* qui ont été étudiés par FAGE (1910, 1920) et par SCHMIDT (1914, 1917). Ensuite je dirai quelques mots d'une hypothèse de JORDAN (1891) sur la relation entre le nombre des vertèbres des poissons et la température extérieure.

1^o **Anchois** (*Engraulis encrassicholus* L.). — FAGE a fait l'étude biométrique de 422 exemplaires provenant de 7 Stations. Les vertèbres permettent de distinguer une race méditerranéenne et une race océanique. Mais dans chacune de ces races se montre une hétérogénéité assez forte. Dans la Méditerranée, le nombre des vertèbres croît régulièrement de l'Est à l'Ouest. Dans l'Atlantique, le nombre croît *du Nord au Sud*;

ANCHOIS MOYENNE VERTÉBRALE :	
Zuyderzée	46.5
Golfe de Gascogne	47.2
Iles Baléares	45.5
Golfe du Lion	45.6
Mer Noire.....	44.8

2^o **Sardines** (*Clupea pilchardus* Walb.) — FAGE a comparé 1.721 spécimens pêchés en 16 Stations des côtes d'Europe. Dans la Méditerranée existent deux races : *a*) race septentrionale (Naples, Monaco, Baléares); *b*) race méridionale (Alger). Dans l'Atlantique existent aussi deux races : *c*) race méridionale (Cadix, Sétabal); *d*) race du golfe de Gascogne (Arcachon, La Rochelle). Enfin, dans la Manche, existe une dernière race, qui est celle de Plymouth. Toutes ces races sont distinctes par

leur moyenne vertébrale. En outre, qu'il s'agisse de la Méditerranée ou de l'Atlantique, le nombre des vertèbres croît *du Sud vers le Nord*. C'est ce qu'indique le Tableau ci-dessous;

SARDINES MOYENNE VERTÉBRALE :			
Atlantique		Méditerranée	
Manche	52.25	Méditerranée septentrionale....	51.63
Golfe de Gascogne	51.76	Méditerranée méridionale	51.29
Atlantique méridional	51.31		

3^o **Anguilles** (*Anguilla vulgaris* Turt.) — SCHMIDT a fait porter ses observations sur des milliers d'Anguilles provenant d'Islande, d'Irlande, du Danemark, d'Angleterre, de France et d'Italie. Entre autres caractères, la numération des vertèbres lui a montré que toutes ces Anguilles sont extrêmement voisines les unes des autres et ne peuvent être réparties en races locales ou régionales. L'espèce *Anguilla vulgaris* est extrêmement homogène; or elle

se distingue nettement, au contraire, des espèces du Japon (*A. japonica*) et des États-Unis (*A. rostrata*);

4° **Zoarces** (*Zoarces viviparus* L.) — SCHMIDT a comparé ce poisson à l'Anguille au point de vue de la fluctuation de ses différents caractères. Je m'en tiendrai à l'examen de la moyenne vertébrale. Tandis que celle-ci est remarquablement constante chez toutes les Anguilles d'Europe, qu'elles proviennent de localités aussi distantes que Palerme et Copenhague, elle est au contraire excessivement variable entre *Zoarces* de Stations très voisines.

L'habitat de l'espèce *Zoarces viviparus* peut être divisé d'abord en quatre régions définies chacune par une moyenne du nombre des vertèbres : *a*) Ouest de la mer du Nord ($V = 116.2$); *b*) Est de la mer du Nord ($V = 111.2$); *c*) Ouest de la mer Baltique ($V = 117.7$); *d*) Est de la mer Baltique ($V = 117.2$).

Si l'on considère maintenant les *Zoarces* de chaque fjord des côtes du Danemark et du Slesvig, on constate une variation de la moyenne vertébrale à mesure qu'on va de l'entrée au fond du fjord, c'est-à-dire à mesure que la salinité diminue. Le nombre des vertèbres décroît avec la concentration saline. Quelques exemples numériques fixeront les idées sur ce point.

ZOARCES MOYENNE VERTÉBRALE ($m \pm Fl.$)		
Fjord	Entrée	Fond
Mariager Fjord	117.37 ± 0.48	109.30 ± 0.40
Skjelskor Fjord	116.94 ± 0.68	113.17 ± 0.49
Roskilde Fjord	114.01 ± 0.46	107.98 ± 0.36

Le rapport entre la moyenne vertébrale et la teneur en sels peut être précisé, comme l'a fait SCHMIDT, en considérant plusieurs Stations échelonnées le long d'un fjord. L'exemple qui me sera le plus utile est celui de Roskilde fjord (fig. 54), d'où j'ai pu recevoir moi-même des Épinoches. La comparaison entre ces dernières et les *Zoarces* sera par suite plus adéquate. Voici les chiffres donnés par SCHMIDT (1920).

ROSKILDE FJORD		
Station	Salinité ‰	Moyenne vertébrale
69	20.5	114.6
70 (1)	20.0	113.7
72	19.2	110.9
73	18.3	109.2
34 (2)	11.9	108.0

Sans m'étendre davantage sur les recherches biométriques récentes de FAGE et de SCHMIDT, je puis dès maintenant en tirer quelques conclusions d'ordre général :

Il est d'abord remarquable que toutes les Anguilles européennes possèdent la même moyenne vertébrale; que les Anchois et les Sardines se laissent au contraire répartir en plusieurs races d'après cette moyenne; et qu'enfin le nombre des vertèbres chez les *Zoarces viviparus* soit d'une variabilité extrême. Voilà des poissons qui se comportent de manières toutes

(1) C'est ma Station d'Épinoches n° 3.

(2) C'est ma Station n° 4.

différentes. La raison en est simple. C'est que toutes les Anguilles d'Europe, comme l'a montré SCHMIDT, vont se reproduire dans une aire restreinte de l'Atlantique méridional et accomplissent des migrations étendues; les Anguilles venues de tous les pays, d'Italie ou de France, du Danemark ou d'Angleterre, se croisent chaque année et assurent ainsi l'homogénéité de l'espèce. Au contraire les Anchois et les Sardines sont plus sédentaires; leurs migrations se limitent à des mouvements verticaux et à des déplacements restreints du large vers la côte ou inversement. Les Anchois de la Méditerranée, par exemple, ne vont jamais dans l'océan Atlantique. Les Sardines de la Manche et du golfe de Gascogne sont aussi deux groupes biologiquement et morphologiquement séparés. Enfin les *Zoarces viviparus*, situés à l'opposé des Anguilles, n'accomplissent aucune migration. Ce sont des êtres essentiellement sédentaires. En outre ils sont vivipares, et leurs larves, par suite, ne sont pas entraînées au loin par les courants côtiers.

Les Épinoches sont peu migratrices. Elles ressemblent par ce caractère aux *Zoarces viviparus*. Aussi doit-on s'attendre à ce que leurs caractères numériques soient très variables. Je l'ai montré déjà au sujet des plaques latérales et le montrerai prochainement en ce qui concerne les vertèbres.

Une deuxième remarque qui se dégage des travaux de FAGE et de SCHMIDT est relative à l'action du milieu sur la variation du nombre des vertèbres. Deux facteurs au moins ont manifesté leur action : la température et la salinité.

Malgré le grand nombre d'arguments accumulés en sa faveur, l'influence de la concentration saline ne paraît pas absolument évidente aux yeux de SCHMIDT. Des irrégularités, dit cet auteur, se produisent assez souvent. Ainsi les Stations de Kjelds Nor (1) et du fond de Roskilde Fjord (2) ont la même salinité de 12 ‰. Cependant la moyenne vertébrale des *Zoarces* est 119.44 ± 0.75 dans la première Station et 108.06 ± 0.69 dans la seconde. Inversement, une Station du golfe de Botnie et une Station d'Écosse ont des salinités très différentes : 5 ‰ et 34 ‰. Or les *Zoarces* y ont cependant la même moyenne vertébrale, voisine de 116.20.

A mon avis, on a tort de vouloir comparer des Stations trop distantes. Kjelds Nor et Roskilde Fjord, le golfe de Botnie et l'Écosse ne sont pas des *Stations associées*, au sens que j'ai déjà donné à cette expression (p. 112). J'appelle ainsi des Stations voisines l'une de l'autre, dont les populations d'Épinoches, de *Zoarces* ou de tout autre poisson ont eu vraisemblablement la même origine, mais qui diffèrent par leur salinité. On est en droit de comparer plusieurs Stations d'un même fjord ou d'une même rivière, mais non deux Stations de fjords différents. Si l'on fait cette réserve, la concordance des résultats obtenus par SCHMIDT pour les nombreux fjords qu'il a étudiés; la diminution progressive et régulière du nombre des vertèbres à mesure qu'on pénètre vers l'intérieur de chacun d'eux, ne laissent aucun doute, je pense, sur l'action de la salinité. Je montrerai qu'elle s'exerce aussi bien sur les vertèbres que sur les plaques latérales dans le genre *Gasterosteus*.

Pour ce qui est de l'action de la température, il ressort des travaux de FAGE qu'elle est de sens contraire chez les Anchois et les Sardines. En général, cependant, le nombre des vertèbres (comme le nombre des plaques des Épinoches) augmente du Sud vers le Nord. JORDAN (1891) a rassemblé dans un court mémoire tout ce que l'on savait à son époque sur cette question. Il prend comme exemples, notamment, les Labridés, les Serranidés, les Hippoglossidés et montre que les espèces septentrionales ont plus de vertèbres que les espèces méridionales.

(1) C'est ma Station n° 5.

(2) C'est ma Station n° 4.

Ainsi les Labridés de la mer du Nord, de la Manche et de l'Atlantique ont 38-41 vertèbres; ceux de la Méditerranée en ont de 30 à 33; ceux des récifs coralliens en ont de 23 à 25.

JORDAN rapproche ce phénomène de la réduction progressive des vertèbres au cours des temps géologiques. Les plus anciens Ganoïdes avaient jusqu'à 100 vertèbres. Puis ce nombre a diminué peu à peu. Il est encore de 60 à 65 chez les Salmonidés et de 45 à 60 dans la famille des Clupéidés. Les Malacoptérygiens les plus élevés en organisation, comme l'indique leur appareil de Weber, c'est-à-dire les Cyprinidés et les Siluridés, n'ont que 25 à 50 vertèbres. Enfin, chez les Acanthoptérygiens, la moyenne vertébrale oscille autour de 25. Les Poissons-coffres (*Ostracion*), Téléostéens extrêmement évolués et tropicaux, n'ont même qu'une quinzaine de pièces vertébrales.

D'après JORDAN, la lutte pour la vie entre les poissons est plus intense dans les mers chaudes. C'est donc là que se sont réalisées les formes les plus parfaites et que l'« ichthyization » est maxima. Or « an important factor in ichthyization is the reduction of the number of segments or vertebræ ». Les poissons des mers chaudes ont donc moins de vertèbres que ceux des mers froides. Bien entendu cette conclusion découle d'une hypothèse fantaisiste. On ne saisit pas le rapport causal entre la température et le nombre des vertèbres. Il n'y a pas utilité pour un poisson d'avoir plus ou moins de segments vertébraux, surtout quand les différences sont minimales, comme cela est le cas, d'ordinaire, entre espèces d'un même genre. Le nombre des vertèbres, pas plus que le nombre des plaques latérales dermiques chez les Épinoches, ne constitue par lui-même une adaptation. Il traduit simplement, au point de vue morphologique, un état d'équilibre physico-chimique entre l'organisme et le milieu.

§ 23. Fluctuations du nombre des vertèbres dans le genre *Gasterosteus*.

Influence de l'âge et du sexe. — Le nombre des vertèbres est peu élevé chez les Épinoches. Il se tient au voisinage de 30, ce qui est, avec beaucoup d'autres caractères, une marque d'évolution très accentuée. Étant faible, le nombre des vertèbres doit être relativement peu variable. Mais d'autre part les Épinoches étant des poissons sédentaires doivent ressentir plus que d'autres poissons l'influence du milieu. En d'autres termes, elles doivent offrir sur une moindre échelle des phénomènes analogues à ceux que SCHMIDT a mis en évidence chez les *Zoarces*.

J'ai résumé les résultats de mes numérations vertébrales dans les Tableaux XIII à XV.

On voit que le nombre des vertèbres est toujours compris entre 27 et 33. Le maximum de fréquence est d'ordinaire réalisé pour 29, 30 ou 31.

Tantôt les mâles et tantôt les femelles ont le plus de vertèbres. Ce caractère numérique est donc indépendant du sexe. Dans le Tableau ci-joint, où je compare les moyennes verté-

STATION	m ± Fl.	
	♂	♀
1. Drobak	30.70 ± 0.26	30.82 ± 0.16
2. Karlsham	30.47 ± 0.25	30.73 ± 0.19
3. Entrée de Roskilde Fjord	30.59 ± 0.28	30.58 ± 0.14
4. Fond de Roskilde Fjord	30.26 ± 0.17	30.15 ± 0.18
5. Kjelds Nor	30.62 ± 0.38	30.47 ± 0.23
41. Velleron	30.19 ± 0.30	30.19 ± 0.18

brales des mâles et des femelles de plusieurs Stations, j'ai inscrit en caractères gras la moyenne dominante (ou les deux moyennes quand elles sont égales).

Le nombre des vertèbres est aussi indépendant de l'âge des Épinoches. C'est un caractère fixé dès la naissance. C'est du moins ce qui résulte de la seule observation que j'aie pu faire sur des Épinoches de la même génération à deux âges successifs, à savoir sur les Épinoches du Teich (Stat. 40). Les jeunes pris au mois d'août 1923 ont 30.09 ± 0.23 vertèbres. Les adultes capturés en mai 1924 en ont 29.91 ± 0.21 s'il s'agit des mâles, et 30.04 ± 0.22 s'il s'agit des femelles.

Dans d'autres Stations j'ai comparé des jeunes et des adultes de générations différentes. Alors la constance de la moyenne vertébrale est moins absolue. Voir à ce sujet, dans les Tableaux XIII et XIV, les chiffres fournis par les populations de Roskilde Fjord (Stat. 4) et de Roscoff (Stat. 20).

§ 24. **Variations du nombre des vertèbres en fonction de la température et de la salinité.** — L'action de la température est peu sensible sur la constitution de la colonne vertébrale des Épinoches. Cependant la moyenne du nombre des vertèbres n'atteint et ne dépasse 30,60 qu'à partir de la latitude de Dieuze et de Château-Salins (48° N.). D'autre part les seules localités où elle s'abaisse au-dessous de 29,50 sont Palavas (Stat. 42), Naples (Stat. 44)

et Alger (Stat. 45). REGAN (1909) a déjà noté le petit nombre des vertèbres des Épinoches algériennes et de basse Californie.

Ainsi le nombre des vertèbres varie en raison inverse de la température. Il varie aussi en raison directe de la salinité. Les Stations associées qui m'ont déjà servi à propos des plaques latérales vont me permettre d'établir ce dernier point. On se rappelle que la méthode consiste à mettre en parallèle, d'une part les populations de l'entrée et du fond de Roskilde Fjord, d'autre part les populations de Saint-Laurent-de-la-Prée et d'Angoulême.

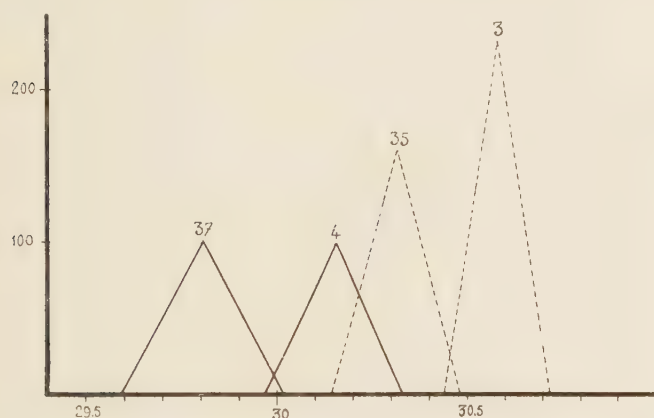


FIG. 63. — Triangles représentatifs des fluctuations du nombre des vertèbres dans les Stations associées suivantes : Entrée de Roskilde Fjord (Stat. 3); Fond de Roskilde Fjord (Stat. 4); St. Laurent-de-la-Prée (Stat. 35); Angoulême (Stat. 37).

STATION		SALINITÉ ‰	m $\pm$ Fl.
3.	Entrée de Roskilde Fjord	20	30.58 ± 0.14
4.	Fond de Roskilde Fjord	12	30.15 ± 0.18 (1)
35.	Saint-Laurent-de-la-Prée	16	30.31 ± 0.17
37.	Angoulême	0	29.80 ± 0.21

La figure 63 traduit les mêmes résultats sous une forme graphique.

(1) Moyenne des ♀. Les ♂ donnent un résultat analogue.

§ 25. **Absence de corrélation entre le nombre des vertèbres et celui des plaques latérales.** — Je me suis adressé à des Stations dans lesquelles existe un mélange des formes *trachura*, *semiarmata* et *gymnura*, et j'ai compté séparément les vertèbres des Épinoches appartenant à chacune de ces formes. Or les Épinoches *trachura* n'ont ni plus ni moins de vertèbres que les autres. Autrement dit le nombre des vertèbres et celui des plaques cutanées sont deux caractères indépendants. Comme exemple, voici les chiffres obtenus pour les Épinoches femelles de Kjelds Nor (Stat. 5).

NOMBRE DE VERTÈBRES	GYMNURA	SEMIARMATA	TRACHURA	ENSEMBLE DES 3 FORMES
32		1	3	4
31	15	8	24	47
30	10	9	22	41
29	2	1	5	8
n	27	19	54	100
m	30.48	30.47	30.46	30.47
σ	+ 0.63	- 0.81	+ 0.74	0.70
Fl.	+ 0.41	- 0.63	+ 0.34	- 0.23

CHAPITRE VI

Étude de la variabilité des caractères métriques, morphologiques et chromatiques

§ 1. **Préliminaires.** — Le but de ce Chapitre est de montrer que tous les caractères des Épinoches, y compris ceux qui ne sont pas des caractères numériques, sont sujets à des variations qui dépendent de l'âge, du sexe, de l'habitat ou d'autres causes. Par conséquent, ces caractères ne doivent être employés en systématique qu'avec la plus extrême prudence. D'une manière générale, toute tentative de classification des êtres vivants exige une étude préalable approfondie de la variabilité. Celle-ci, à son tour, ne peut être menée à bien que par l'observation de centaines et de milliers d'exemplaires.

Je n'ai pas l'intention de considérer tous les caractères métriques, morphologiques et chromatiques. Tous, d'ailleurs, n'ont pas été utilisés en systématique. Les plus intéressants me paraissent être : 1^o les proportions des diverses parties du corps; 2^o la longueur et les dentelures des épines; 3^o la coloration du corps.

Il m'a semblé inutile de les traiter par la méthode biométrique. Les inconvénients de longs et pénibles calculs n'eussent pas été compensés par un avantage certain. D'autre part les caractères morphologiques, et surtout les caractères chromatiques, ne peuvent être chiffrés et donner prise à l'application du calcul des probabilités qu'en partant de conventions arbitraires.

En ce qui concerne plus spécialement les proportions du corps, j'ai limité mes mesures à 50 ♂ et 50 ♀ de chaque Station. Seuls les genres *Apeltes* et *Eucalia*, dont je n'ai pu me procurer suffisamment d'exemplaires, ont été étudiés sur un moindre nombre. Les dimensions, évaluées à 1/4 de mm. près, puis rapportées les unes aux autres, ont été les suivantes :

- 1) *Longueur totale* (Lt).
- 2) *Longueur du corps* (L), depuis le bout du museau jusqu'à l'origine de la caudale.
- 3) *Longueur de la tête* (T), depuis le bout du museau jusqu'au bord postérieur de l'opercule gauche.
- 4) *Longueur du museau* (M), ou distance préorbitaire, depuis le bout du museau jusqu'au bord antérieur de l'œil gauche.
- 5) *Diamètre orbitaire* (O).
- 6) *Distance prépectorale* (P), depuis le bout du museau jusqu'au milieu de l'insertion de la pectorale gauche.
- 7) *Distance prépelvienne* (V), depuis le bout du museau jusqu'à l'articulation de l'épine ventrale gauche.
- 8) *Distance prédorsale* (D), depuis le bout du museau jusqu'à la base de la dernière épine dorsale.
- 9) *Distance préanale* (A), depuis le bout du museau jusqu'à la base de l'épine anale.
- 10) *Longueur du pédoncule caudal* (K), depuis le bord postérieur de la dorsale jusqu'à la naissance de la caudale.

J'ai ensuite calculé les rapports $L : T$, $L : M$, $L : O$, $L : P$, $L : V$, $L : D$, $L : A$, $L : K$ et me suis servi de ces quotients pour construire les diagrammes des pages 138 et 149.

On remarquera que la hauteur du corps (H) et la distance de la première épine dorsale au bout du museau ne figurent pas dans la liste des dimensions mesurées. Il m'a paru sans intérêt de préciser leur valeur. La première épine dorsale se trouve toujours au-dessus ou à une faible distance de l'insertion des pectorales. Quant à la hauteur du corps, c'est un caractère extrêmement changeant. Elle varie, chez les femelles, à mesure que leur abdomen se gonfle sous la poussée des œufs. Il suffira de retenir que la hauteur du corps est contenue environ 4 fois dans la longueur chez les *Gasterosteus*, de 4 à 5 fois chez les *Pygosteus* et les *Eucalia*, de 4 à 6 fois chez les *Apeltes* et de 10 à 12 fois dans le genre *Spinachia*.

§ 2. Influence du sexe sur les proportions des diverses parties du corps. — Je n'ai pu étudier cette question que dans trois genres :

1° *Genre Gasterosteus*. — Une comparaison attentive des chiffres du Tableau suivant montre que les mâles ont toujours la tête plus allongée, le museau plus long et les yeux plus gros que les femelles. Leurs nageoires pectorales, pelviennes et dorsale commencent plus en arrière. Au contraire le début de leur nageoire anale est moins éloigné de l'extrémité du museau. Il en résulte que, la dorsale débutant plus en arrière et l'anale plus en avant, la différence de longueur entre ces nageoires est moins accentuée chez les mâles que chez les femelles. Le pédoncule caudal est aussi long dans les deux sexes. On se souvient enfin que la longueur totale est plus petite dans le sexe mâle.

STATION	SEXE	DIMENSIONS EN % DE LA LONGUEUR DU CORPS (L)							
		T	M	O	P	V	D	A	K
1. Drobak	♂	30.5	9.1	8.6	37.4	45.0	62.5	69.9	16.0
	♀	27.5	7.8	7.8	33.7	42.4	61.3	71.4	15.7
4. Roskilde Fjord	♂	31.8	9.8	9.0	38.7	46.5	64.9	70.9	15.8
	♀	30.0	9.0	8.2	37.5	45.2	63.5	72.0	15.5
22. Baie du Mont St-Michel	♂	31.2	8.7	8.8	38.4	45.5	62.5	71.4	15.8
	♀	27.8	7.8	7.9	35.7	43.4	62.5	72.0	15.4
33. Sierre	♂	33.3	9.9	8.6	40.0	47.6	62.5	71.4	16.7
	♀	32.2	9.3	7.9	38.5	47.6	62.5	71.4	15.8
37. Angoulême	♂	34.5	10.6	8.7	41.6	49.0	62.5	71.4	16.4
	♀	32.6	10.1	8.1	40.0	47.6	62.5	71.4	16.1
40. Le Teich	♂	31.9	8.9	8.8	38.2	46.1	62.5	68.5	15.7
	♀	28.0	7.5	7.5	34.2	43.8	61.4	72.5	15.2

2^o Genre *Pygosteus*. — Dans ce genre, comme dans le précédent, les mâles sont en moyenne plus petits que les femelles. Mais les autres différences sexuelles sont peu marquées. La seule qui soit nette est l'allongement plus considérable de la tête et du museau chez les mâles. Par contre les nageoires ont la même situation relative dans les deux sexes;

STATION	SEXE	DIMENSIONS EN % DE LA LONGUEUR DU CORPS (L)							
		T	M	O	P	V	D	A	K
4. Roskilde Fjord	♂	27.0	6.3	7.8	33.3	38.5	62.5	62.5	18.2
	♀	25.7	6.0	7.6	33.4	38.5	62.5	62.4	18.3
37. Angoulême	♂	29.4	7.8	7.7	35.7	43.4	62.5	62.5	15.4
	♀	27.8	7.3	7.4	35.7	43.4	62.5	62.5	15.6

3^o Genre *Spinachia*. — Voici les dimensions moyennes de 50 ♂ et 50 ♀ de Roscoff :

STATION	SEXE	DIMENSIONS EN % DE LA LONGUEUR DU CORPS (L)							
		T	M	O	P	V	D	A	K
20. Roscoff	♂	27.7	11.9	5.1	30.3	42.3	55.5	57.4	34.4
	♀	26.3	11.6	4.8	29.4	41.6	52.6	55.8	34.5

Il en résulte que les mâles diffèrent des femelles : 1^o par leur tête plus longue; 2^o par leurs nageoires dorsale et anale plus reculées. J'ajoute que les mâles sont en moyenne plus petits que les femelles.

A ne considérer que les dimensions relatives des parties du corps, les *Gasterosteus* présentent le dimorphisme sexuel le plus accentué. Ensuite viennent les *Spinachia* et en dernier lieu les *Pygosteus*. C'est ce qu'indique le Tableau ci-dessous. Le signe + indique les différences sexuelles supérieures à 1 % de la longueur du corps. Le signe — désigne, soit les différences inférieures à 1 %, soit l'absence de dimorphisme sexuel pour le caractère envisagé.

GENRE	T	M	O	P	V	D	A	K
<i>Gasterosteus</i>	+	+	+	+	+	+	+	—
<i>Spinachia</i>	+	—	—	—	—	+	+	—
<i>Pygosteus</i>	+	—	—	—	—	—	—	—

§ 3. Influence de l'âge sur les proportions des diverses parties du corps.

Variations ontogéniques. — Je choisirai 3 Stations de *Gasterosteus*, d'où j'ai pu me procurer des exemplaires à 2 ou 3 âges successifs.

1^o Épinoches de Montfermeil (Stat. 16). — 10 exemplaires de 8-10 mm., pris en mai 1923; 15 exemplaires de 13-20 mm., pris en juin 1923; 12 exemplaires ♂ de 47-53 mm., pris en mai 1924, et appartenant à la même génération que les précédents;

2^o Épinoches du Teich (Stat. 40). — 50 exemplaires de 27-32 mm., pris en août 1923; 50 exemplaires ♂ de 42-53 mm., pris en mai 1924, et appartenant à la même génération que les précédents;

3^o Épinoches de Roskilde Fjord (Stat. 4). — 50 exemplaires ♀ de 34-47 mm., 50 ♂ de 50-67 mm., 50 ♀ de 50-76 mm., pris en novembre 1923, et appartenant à deux générations successives.

STATION	SEXE	Lg. TOTALE en mm.	DIMENSIONS EN % DE LA LONGUEUR DU CORPS (L)							
			T	M	O	P	V	D	A	K
16	i. s.	8-10	25.6	4.1	10.2	27.0	.	55.5	62.5	26.3
	i. s.	13-20	26.3	5.3	8.9	32.2	43.4	58.8	66.6	20.0
	♂	47-53	31.2	8.9	8.9	38.4	45.4	58.8	66.7	17.2
40	i. s.	27-32	30.3	7.7	9.8	37.0	45.5	62.5	71.4	17.5
	♂	42-53	31.9	8.9	8.8	38.2	46.1	62.5	68.5	15.7
4	♀	34-47	29.4	7.8	9.3	37.0	45.4	62.5	71.4	15.6
	♂	50-67	31.8	9.8	9.0	38.7	46.5	64.9	70.9	15.8
	♀	50-76	30.0	9.0	8.2	37.5	45.2	63.5	72.0	15.5

La comparaison des chiffres ci-dessus et des diagrammes de la figure 64 montre que les principales modifications des proportions du corps au cours de l'ontogénèse sont :

- 1° L'allongement de la tête (davantage chez les ♂);
- 2° L'allongement du museau (davantage chez les ♂);
- 3° La diminution relative du diamètre oculaire (davantage chez les ♀);
- 4° La migration antéro-postérieure de toutes les nageoires. Cette migration est plus prononcée chez les mâles que chez les femelles, pour toutes les nageoires, sauf pour la nageoire anale;
- 5° Le raccourcissement relatif du pédoncule caudal.

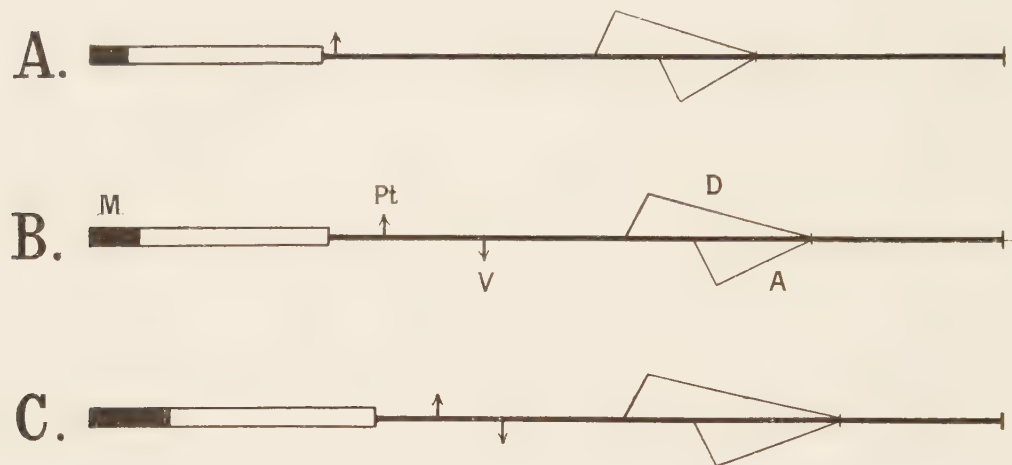


FIG. 64. — Diagrammes représentant les proportions des diverses parties du corps dans le genre *Gasterosteus*. — A. Épinoches de 8-10 mm.; B. Épinoches de 13-20 mm.; C. Épinoches de 45-55 mm.

Les jeunes Épinoches ont le diamètre orbitaire supérieur à la longueur du museau, tandis que c'est l'inverse qui a lieu dans l'âge adulte. La diminution relative des yeux est un fait général chez tous les poissons. Cependant elle est moins accentuée dans le cas des Épinoches (*Gasterosteus*) qui conservent ainsi, toute leur vie, de gros yeux. Voici, à titre de renseignement, le diamètre des yeux en % de la longueur du corps chez l'Épinocbe, d'après mes propres recherches, le Saumon, d'après ROULE (1920), et la Perche, d'après CHEVEY (1925).

	Jeune à l'éclosion		Adulte	
Épinocbe	11	%	9	%
Saumon.....	12	%	6	%
Perche.....	10	%	4.5	%

On voit que la diminution de l'œil est minime chez les Épinoches : environ $1/5$ au lieu de $1/2$ chez les autres Téléostéens.

Le déplacement des nageoires d'avant en arrière est surtout accentué en ce qui concerne les pectorales. Chez les très jeunes sujets, les pectorales sont insérées immédiatement en arrière des opercules. Il en résulte que la distance prépectorale (P) est à peine supérieure à la longueur de la tête (T). Par contre, chez des individus de 20 mm. et *a fortiori* chez les adultes, les pectorales sont très éloignées des opercules. Elles sont précédées par un espace prépectorale ou aire argentée qui est très caractéristique des Épinoches. Comparée à cause de sa forme et de sa coloration à une pièce de monnaie (obole), l'aire argentée a valu au genre *Gasterosteus* le surnom d'*Obolarius* que lui a donné STELLER.

SWINNERTON (1905) a étudié spécialement les changements de position des pectorales au cours de l'ontogénèse dans le genre *Gasterosteus*. La distance du bout du museau à l'insertion des nageoires est rapportée, par cet auteur, à la longueur *totale* du corps. Il en résulte que les chiffres obtenus sont un peu différents des miens. Cependant ils varient dans le même sens. La distance prépectorale est égale à 23 % de la longueur totale chez des Épinoches de 4-7 mm., à 33 % chez des Épinoches de 10-16 mm. et à 39 % chez des individus de 25-50 mm. D'après SWINNERTON, la cause du déplacement antéro-postérieur des nageoires pectorales est la transformation des nageoires pelviennes en épines. Celles-ci ne servant pas à la natation, les pectorales doivent assumer les fonctions combinées des deux paires de nageoires.

On se rendra compte, sur les diagrammes de la figure 64, que les nageoires dorsale et anale augmentent de longueur à mesure que les Épinoches avancent en âge. Cet accroissement se fait au détriment du pédoncule caudal.

§ 4. Définition, dans le genre *Pygosteus*, d'une forme *brevis* et d'une forme *gracilis*. — Le rapport de la longueur à la hauteur du corps (L : H) varie peu dans le genre *Gasterosteus*. Aussi n'ai-je pas cru devoir m'en préoccuper. Il n'en est pas de même dans le genre *Pygosteus*. Celui-ci présente une forme *brevis* et une forme *gracilis*, reliées il est vrai par des intermédiaires, mais cependant très distinctes quand on envisage seulement les extrêmes.

Le Tableau ci-contre représente les rapports L : H et L : K de mes Épinochettes d'Angoulême (A), de Louvain (L), de Roskilde Fjord (R) (1) et de Boston (B). Ces dernières font

L : H	A	L	R	B	L : K	A	L	R	B
7.5-6.5				••	7.5-7	••••			
6.5-6			•••	••••	7-6.5	••••	•		
6-5.5			••••	•••	6.5-6	••••	•••		
5.5-5	••••	•	••	•	6-5.5	••	••••	••••	••
5-4.5	••••	••••			5.5-5	••		•••	••••
4.5-4	•	•••			5-4.5		•	•	••••
m	4.9	4.6	5.8	5.7	m	6.4	5.9	5.5	5.0

partie des collections du Muséum de Paris et y portent le nom de *Gasterosteus* (*Pygosteus*) *blanchardi*, SAUVAGE (1874). Chaque point représentant une Épinochette, on voit que les individus de Roskilde Fjord et de Boston forment un groupe distinct de celui des individus d'Angoulême et de Louvain. Les premiers appartiennent à la forme *gracilis* : le rapport L : H y est voisin de 6 et le pédoncule caudal y est étiré. Les seconds appartiennent à la forme *brevis* : le rapport L : H y est voisin de 5 et le pédoncule caudal y est court.

(1) Ces exemplaires appartiennent actuellement aux collections du Muséum de Paris (n° 25-171).

§ 5. **Longueur des épines et de la pointe du bassin.** — Au moins 3 formes de *Gasterosteus* ont été distinguées d'après la longueur des épines dorsales et ventrales.

1^o Forme **brachycentra**. — J'appelle ainsi les Épinoches à courtes épines dorsales. C'est le cas, en particulier, de celles que CUVIER et VALENCIENNES (1829) ont décrites sous le nom de *Gasterosteus brachycentus*. Les épines du dos sont trois fois plus courtes que chez les Épinoches ordinaires; leur longueur fait $1/5$ au lieu de $1/3$ de la hauteur du corps. Les types de l'espèce appartiennent au Muséum de Paris (n^{os} 694, 7097) et les rapports L : d et B : v (voir plus loin) y ont pour valeurs moyennes respectives 18.4 et 1.8.

Cependant CANESTRINI (1865) a fait une critique sévère de l'espèce de CUVIER et VALENCIENNES. Mesurant les épines dorsales de 16 Épinoches capturées ensemble, il a trouvé que leur longueur fait de $\frac{1}{2.6}$ à $\frac{1}{3.9}$ de la hauteur du corps pour la première épine, et de $\frac{1}{2.1}$ à $\frac{1}{3.8}$ de la hauteur du corps pour la seconde épine. Entre les rapports $1/3$ et $1/5$ qui définissent, d'après CUVIER et VALENCIENNES, les espèces *G. aculeatus* et *G. brachycentrus*, existe donc le rapport $1/4$ qui devrait servir à la création d'une troisième espèce. CANESTRINI préfère considérer les divers cas comme de simples variétés. Les Épinoches **brachycentra** ne sont que le terme d'une série continue. Je rapporterai à une forme **dolichocentra**, de δόλιχος, long, et κέντρον, aiguillon, les Épinoches qui ont au contraire de longues épines. La distinction est arbitraire, mais sera commode par la suite pour assortir *grosso modo* les Épinoches de différentes espèces. Il va sans dire que mes formes **dolichocentra** et **brachycentra** peuvent se rencontrer dans la même population, dans la même génération d'individus, parmi les Épinoches issues d'une même ponte, et ne sont que des aspects divers d'un poisson essentiellement polymorphe;

2^o Forme **brachypoda**. — J'appelle ainsi les Épinoches et Épinochettes à courtes épines ventrales. Ce caractère est le plus souvent en corrélation directe avec le précédent. Il se présente, en particulier, dans l'espèce *G. brachycentrus* de CUVIER et VALENCIENNES. D'autre part, dans le genre *Pygosteus*, une sous-espèce *brachypoda* a été décrite par BEAN (1879-b). Le rapport entre la longueur du corps et celle des épines ventrales y est égal à 12, au lieu de 8 chez les Épinochettes normales. La forme **brachypoda** a été trouvée en plusieurs points de l'Amérique du Nord. Comme précédemment, je lui opposerai une forme **dolichopoda**, à longues épines ventrales, sans chercher autrement à la distinguer de la première;

3^o Forme **apoda**. — L'absence complète d'épines ventrales et de pointe du bassin a été constatée par DAY (1877) chez des *Pygosteus* d'Irlande. Je ne pense pas qu'on l'ait observée ailleurs. On est conduit à penser qu'il s'agit d'une mutation. Il existe en effet, en ichthyologie, beaucoup d'exemples du même phénomène. Je renvoie à un travail de HORA (1921) sur ce sujet.

Je n'ai pas observé moi-même la forme **apoda**. Mais je suis en mesure d'apporter des éléments nouveaux de discussion au sujet de la longueur des épines. Ils ressortent du Tableau suivant où figurent, pour plusieurs Stations aussi différentes que possible les unes des autres, les valeurs des rapports L : d, L : v et B : v dans le genre *Gasterosteus*.

L = longueur mesurée depuis le bout du museau jusqu'à la naissance de la caudale.

d = longueur de la seconde épine dorsale (c'est l'épine la plus longue).

B = longueur de la pointe du bassin à partir du niveau de l'articulation des épines ventrales.

v = longueur de l'épine ventrale gauche.

	STATION	SEXE	FORME	L : d	L : v	B : v
1.	Drobak	♂	Trachura	7.6	6.0	1.1
	—	♀	—	8.3	6.4	1.2
2.	Karlsham	♂	—	8.3	6.6	1.1
4.	Roskilde Fjord	♂	—	10.2	7.1	1.2
	—	♀	—	10.0	7.7	1.4
22.	Baie du Mont-Saint-Michel	♂	—	9.9	6.5	1.1
	—	♀	—	9.9	6.9	1.2
33.	Sierre	♂	Gymnura	13.1	8.8	1.3
	—	♀	—	12.4	8.8	1.3
37.	Angoulême	♂	—	11.4	7.9	1.3
	—	♀	—	12.6	8.6	1.5
40.	Le Teich	♂	—	12.3	8.0	1.2
	—	♀	—	13.0	8.2	1.4

Conclusions relatives aux rapports L : d et L : v. — 1° La longueur des épines dorsales et ventrales est d'ordinaire un peu plus considérable chez les mâles que chez les femelles. C'est une différence cependant peu accentuée et parfois nulle; 2° la longueur des épines est plus considérable chez les Épinoches de la forme **trachura** que chez celles de la forme **gymnura**. Elle est plus élevée, par conséquent, dans les Stations septentrionales. Ainsi les épines dorsales des Épinoches de Drobak sont presque deux fois plus longues, par rapport à la longueur du corps, que les épines dorsales des spécimens de Sierre ou du Teich.

Conclusions relatives au rapport B : v. — Ce rapport est toujours plus élevé chez les femelles que dans le sexe mâle. Cela tient en partie à ce que les épines ventrales des femelles sont plus courtes. Mais ce n'est pas la seule raison. En effet il n'y a pas proportionnalité entre la différence sexuelle des rapports B : v et la différence sexuelle des rapports L : v.

La figure 65 montre ce qui se passe au cours de l'ontogénèse. Chez les jeunes Épinoches (J),

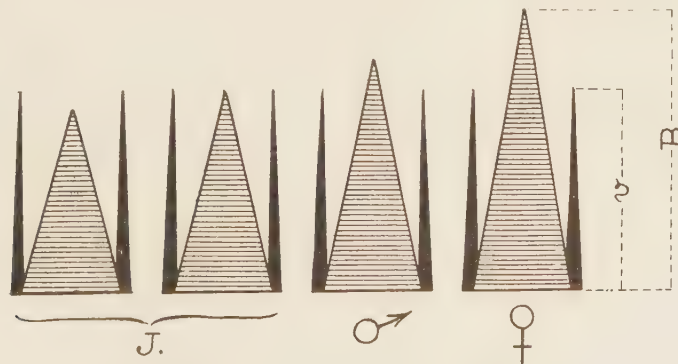


FIG. 65. — Diagrammes montrant les dimensions relatives de la pointe du bassin (B) et des épines ventrales (v) dans le genre *Gasterosteus*.

le bouclier ventral est plus court ou de même longueur que les épines. Puis sa croissance s'accélère tandis que celle des épines reste lente. Il en résulte que le bouclier ventral fait

saillie de plus en plus en direction de l'anus. Mais son allongement est plus prononcé chez les femelles, d'où une plus-value du rapport $B : v$ en faveur de ces dernières. A Montfermeil (Stat. 16), les valeurs successives de ce rapport sont les suivantes :

SEXE	Lt. en mm.	$B : v$
i. s.	8—10	0.9
i. s.	13—20	1.0
♂	47—53	1.1
♀	50—57	1.4

Nous en retiendrons que le bouclier ventral est plus court et moins aigu dans le sexe mâle que dans l'autre. C'est un nouvel aspect du dimorphisme sexuel.

En résumé la longueur des épines et celle de la pointe du bassin varient, soit avec l'habitat, soit avec l'âge et le sexe des *Epinoches*. Il en résulte qu'il faut tenir compte de tous ces facteurs avant de définir, si besoin est, une nouvelle espèce. A ne considérer que les adultes, il est commode, à mon avis, de distinguer les quatre formes **brachycentra**, **dolichocentra**, **brachypoda** et **dolichopoda**. Elles ne peuvent être définies rigoureusement, mais elles ont l'avantage, sur les soi-disant espèces des auteurs qui m'ont précédé, de ne rien préjuger sur la valeur systématique des *Épinoches* à courtes ou à longues épines.

§ 6. **Dentelures des épines.** — BLANCHARD (1866) attache une grande importance à la denture des épines dorsales et ventrales. « Les épines, dit-il, présentent sur chaque espèce des caractères propres dont la persistance et, par suite, la valeur caractéristique ont été appréciées par la comparaison de centaines d'individus de tous les âges. » Il faut ajouter que BLANCHARD se contredit à la page suivante en avouant que « des comparaisons multipliées suffisent à convaincre que le développement des dentelures des épines est, dans certains cas, un peu plus considérable qu'à l'ordinaire ». Cette contradiction n'est pas la seule dans l'œuvre de BLANCHARD. D'une manière générale, on reste étonné de voir combien son livre sur les Poissons des eaux douces de France, élaboré au Muséum de Paris, sur les collections ichthyologiques de cet établissement, est en désaccord avec ces collections mêmes. Je pense qu'il ne faut pas surestimer les « comparaisons minutieuses et multipliées » dont il est parlé à tout instant. Les diagnoses semblent plutôt avoir été rédigées sur quelques exemplaires choisis arbitrairement. Elles contiennent toujours des précisions illusoires, incompatibles avec l'extrême variabilité des *Épinoches*.

BLANCHARD distingue 8 espèces de *Gasterosteus* appartenant à la faune française. Les caractères spécifiques utilisés sont de plusieurs sortes. Je m'occuperai seulement, dans ce paragraphe, de la forme et de la dentelure des épines. Il est d'ailleurs malaisé d'en acquérir une connaissance exacte, car BLANCHARD se contente trop souvent d'« à peu près » et ses descriptions ne correspondent pas toujours aux figures qui les accompagnent.

On observe sur ces dernières les différences suivantes :

1^o Épines dorsales plus ou moins effilées. Le rapport de la longueur à la largeur de base est variable;

2^o Épines ventrales plus ou moins élargies à la base;

3^o Dentelures plus ou moins fortes, plus ou moins régulières, plus ou moins acérées.

Que valent ces différences comme caractères spécifiques? C'est ce que va nous montrer l'étude en série d'un grand nombre d'Épinoches de diverses Stations.

Premier exemple. — Épinoches de Palavas (Stat. 42) — figure 66 — Je mets à part les épines franchement anormales (A). Les autres présentent la diversité la plus grande. Le

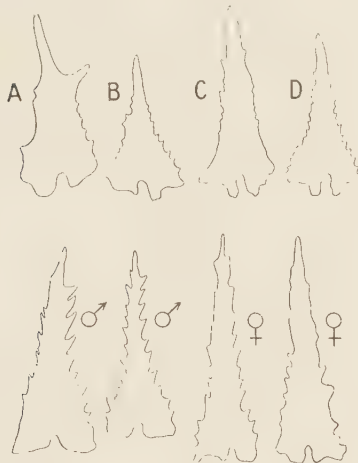


FIG. 66. — Secondes épines dorsales d'Épinoches de Palavas (en haut) et de Rome (en bas).

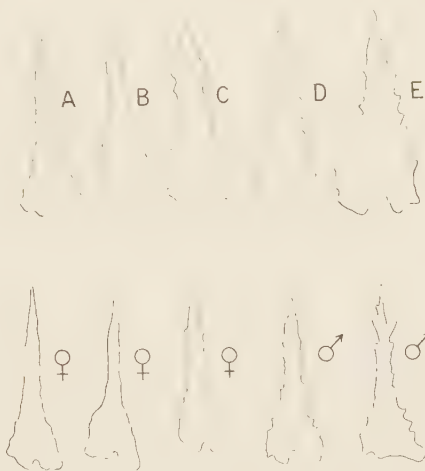


FIG. 67. — Secondes épines dorsales d'Épinoches de Bazarnes (en haut) et du Mont Saint-Michel (en bas).

rapport de la longueur à la largeur de base varie de 1,9 (B) à 2,7 (C). Les dentelures sont nombreuses et régulières dans l'épine D, tandis qu'elles sont en petit nombre et irrégulières dans l'épine C.

Deuxième exemple. — Épinoches de la baie du Mont Saint-Michel (Stat. 22) — figure 67 — La plupart des femelles offrent des épines à bords lisses. Au contraire la plupart des mâles ont des épines à bords dentelés.

Troisième exemple. — Épinoches de Rome (Stat. 43) — figure 66 — Les mâles et les femelles ont les épines dorsales à peu près également dentelées. Pourtant celles des mâles le sont en général sur une plus grande longueur.

Quatrième exemple. — Épinoches de Bazarnes (Stat. 24) — figure 67 — Les Épinoches que j'ai reçues de cette localité se partagent en deux groupes. Les unes, au nombre de 8, ont une moyenne de 6,7 plaques et les épines à bords fortement dentelés (C, D, E). Les autres, au nombre de 10, ont une moyenne de 5,5 plaques et les épines à bords presque lisses (A, B). Dans ce cas les dentelures sont en rapport avec le développement de la cuirasse latérale.

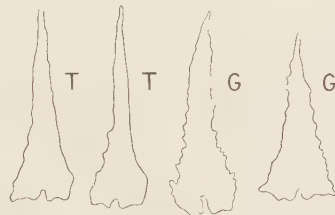


FIG. 68. — Secondes épines dorsales d'Épinoches de Kjelds Nor.

Cinquième exemple. — Épinoches de Kjelds Nor (Stat. 5) — figure 68 — Dans cette

Station les exemplaires de la forme **trachura** (T) ont les épines dorsales plutôt moins dentelées et moins fortes que celles des exemplaires de la forme **gymnura** (G).

En somme les dentelures des épines sont excessivement variables et n'obéissent à aucune règle bien nette. Dans certaines localités, elles sont plus fortes chez les mâles ou chez les individus qui possèdent le plus grand nombre de plaques latérales. Mais l'inverse se produit aussi bien dans d'autres Stations.

BONIZZI (1869) est arrivé à des conclusions voisines des miennes en comparant une centaine d'Épinoches de Modène (Italie). Il a dessiné les épines d'un grand nombre d'entre elles et a retrouvé de la sorte, mélangés en un même lieu, tous les types distingués par BLANCHARD : *G. trachurus*, *neustrianus*, *semiarmatus*, *semiloricatus*, *leiurus*, *bailloni*, *argentatissimus*, *elegans*. BONIZZI cite encore beaucoup d'autres formes d'épines « avec lesquelles, dit-il, BLANCHARD n'aurait pas manqué de faire de nouvelles espèces ». Enfin il conclut que « les caractères tirés des épines ne fournissent pas de bonnes différences spécifiques. »

Si les diverses dentelures des épines n'ont aucune valeur taxonomique, du moins existent-elles en tant que formes que peuvent offrir les Épinoches de n'importe quelle Station. A ce titre, elles méritent d'être nommées. Aussi appellerai-je forme **leiocentra**, de *λεῖος*, lisse et *αἰγίον*, aiguillon, celle dont les dentelures des épines sont faibles ou nulles; et forme **trachycentra** de *τρᾶχης*, rude et *αἰγίον*, aiguillon, celle dont les dentelures sont très prononcées. Ce sont les extrêmes d'une série continue.

§ 7 **Coloration des Épinoches.** — La coloration est un des caractères les plus variables et les plus fugaces. BLANCHARD lui-même, si enclin à attacher beaucoup d'importance aux plus minimes caractères, est contraint d'avouer que « les détails de coloration n'ont pas une fixité suffisante pour qu'on s'y arrête beaucoup ». L'inconvénient de s'en servir pour

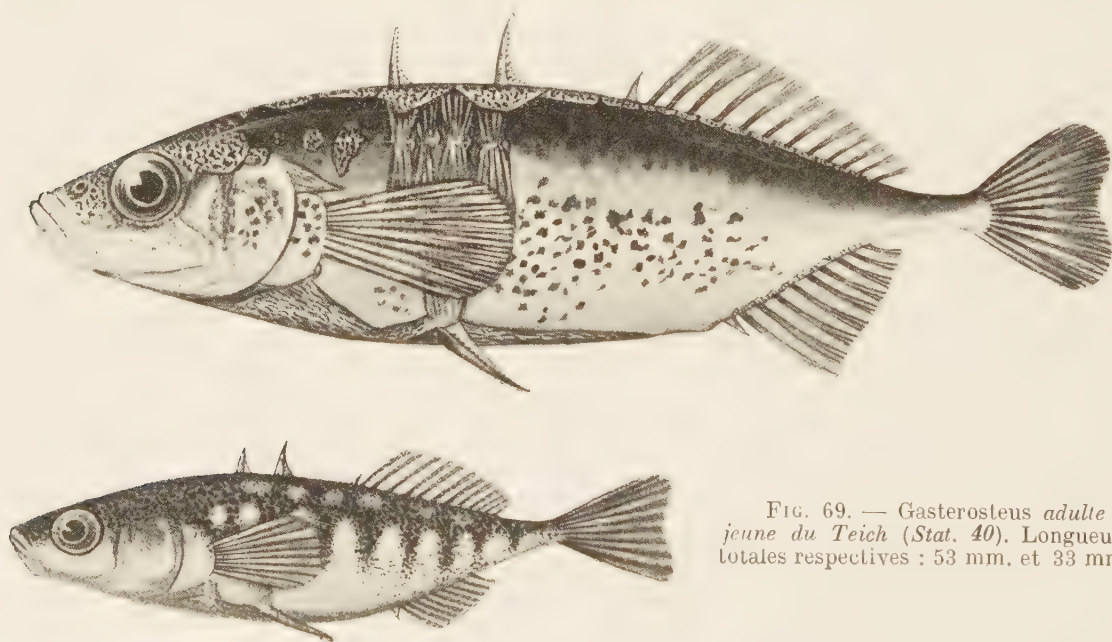


FIG. 69. — *Gasterosteus* adulte et jeune du Teich (Stat. 40). Longueurs totales respectives : 53 mm. et 33 mm.

la classification des Épinoches est d'autant plus considérable qu'on ne précise que rarement le sexe, ni, à plus forte raison, l'âge des exemplaires considérés.

Or la coloration des *Epinoches* dépend de quatre facteurs principaux : l'habitat, l'âge, le sexe, la saison.

BLANCHARD (1866) définit les espèces *Gasterosteus argentatissimus* et *elegans*, du Midi de la France, par leur coloration argentée largement étendue sur le ventre et les flancs. J'ai retrouvé la même pigmentation chez les Épinoches de Drobak (Stat. 1) et de la baie du Mont Saint-Michel (Stat. 22). Elle me paraît dépendre beaucoup plus de certaines conditions de vie que d'une différence spécifique.

La comparaison d'un très grand nombre de spécimens me conduit à distinguer aussi, dans toute population de *Gasterosteus*, trois livrées différentes : une livrée juvénile, une livrée ordinaire des adultes et une livrée nuptiale des mâles.

1^o *Livrée juvénile*. — Les jeunes Épinoches que j'ai pêchées en août à Roscoff (Stat. 20), à Saint-Laurent-de-la-Prée (Stat. 35) et au Teich (Stat. 40) présentent une livrée caractérisée par une demi-douzaine de bandes brunes sur les flancs (fig. 69). Ces bandes ne se retrouvent plus que morcelées chez les Épinoches adultes (fig. 69). La coloration devient de plus en plus uniforme à mesure que le poisson avance en âge, comme c'est aussi le cas pour les Salmonidés;

2^o *Livrée ordinaire des adultes*. — En dehors de la période reproductrice, les Épinoches adultes ne présentent entre elles aucune différence appréciable. Au-dessous de la ligne latérale, le corps est d'un blanc argenté brillant, y compris la mâchoire inférieure, les joues et les opercules. Au-dessus de la ligne latérale, la couleur est d'un brun verdâtre et finement ponctuée de noir;

3^o *Livrée nuptiale des mâles*. — Les mâles conservent l'aspect précédent jusqu'en février ou mars (dans nos régions). Puis apparaît chez eux la parure de noces si caractéristique de ces poissons. COSTE (1846) la décrit ainsi : « Les joues et la face ventrale ont perdu leur blancheur habituelle pour se couvrir d'une couleur de feu, d'un orangé vif ou d'un rouge aurore; le dos, ordinairement grisâtre, passe tour à tour par toutes les nuances du vert, du bleu, de l'argent. » WARINGTON (1852) complète cette description en disant que « les yeux ont une splendide couleur verte, d'un lustre métallique, comme les plumes vertes de certaines espèces d'oiseaux-mouches ».

La parure de noces est donc caractérisée surtout : a) par les yeux d'un vert émeraude; b) par un semis de points rouges sur les opercules, les joues, la gorge, le thorax et la partie antérieure de l'abdomen.

On conçoit que la livrée juvénile, la livrée ordinaire des adultes et la livrée nuptiale des mâles aient pu donner l'illusion de trois espèces d'Épinoches. Un Fermier de pêche du Nord de la France, cependant très observateur, m'écrit qu'« il existe des Épinoches brunes, à ventre argenté, atteignant une longueur de 8 à 9 cm.; des Épinoches rouges et violacées à la partie inférieure du corps; enfin des Épinoches à dos strié rappelant vaguement les dessins de la peau du maquereau. Ces deux dernières espèces sont plus petites que la première ». Il s'agit, on s'en rend compte, des femelles, des mâles et des jeunes qui coexistent en été.

La parure de noces des mâles est un caractère sexuel secondaire qui dépend d'une sécrétion interne des glandes génitales. La question est en suspens de savoir si l'hormone sexuelle provient des testicules, comme le soutient CHAMPY (1924), ou de leur glande interstitielle, comme le prétend COURRIER (1921-1922).

Je suis moins renseigné sur la coloration des *Pygosteus*. Elle me paraît beaucoup plus

variable entre individus de la même population, du même âge et du même sexe (fig. 70). La livrée nuptiale a pour couleur dominante le noir, au lieu du rouge et du vert comme chez les *Gasterosteus*. C'est également le noir qui domine chez les mâles du genre *Eucalia* à l'époque de la fraie. Quant aux genres *Apeltes* et *Spinachia*, leur pigmentation brune verdâtre en dessus, blanche argentée en dessous, ne s'altère que très peu sous l'action des hormones sexuelles.



FIG. 70. — *Pygosteus* adultes pêchés ensemble à Angoulême (Stat. 37) — Longueur totale : 44 mm.

§ 8. **Dimorphisme sexuel dans le genre *Gasterosteus*.** — Le moment est venu de rassembler en une seule liste toutes les différences entre les caractères numériques, métriques, morphologiques et chromatiques des mâles et des femelles chez les Épinoches. Je me limiterai aux *Gasterosteus*, qui me sont seuls entièrement connus, en raison du grand nombre de spécimens qu'il m'a été donné d'observer.

Les *Gasterosteus* mâles se distinguent des femelles par les caractères suivants :

- a) Taille plus petite.
- b) Nombre de plaques latérales plus élevé.
- c) Nombre de rayons dorsaux et anaux plus considérable.
- d) Tête plus longue.
- e) Museau plus long.
- f) Yeux plus gros.

- g) Nageoires pectorales, pelviennes et dorsale débutant plus en arrière.
- h) Nageoire anale commençant plus en avant.
- i) Différence de longueur entre la dorsale et l'anale plus faible.
- j) Bouclier ventral moins allongé.
- k) Coloration plus vive à l'époque de la fraie.

Je ne saurais trop dire que la plupart de ces différences sexuelles ne peuvent être appréciées que par la méthode statistique. C'est la taille *moyenne*, le nombre *moyen* de plaques latérales, la longueur *moyenne* de la tête, etc., qui sont plus élevés chez les mâles que chez les femelles.

Cela dit, il est intéressant de comparer, toujours par le procédé des grands nombres, chacun des sexes à la forme jeune. On a préterdu en effet que les mâles représentent une étape évolutive plus avancée que les femelles, qu'ils sont plus développés à tous points de vue et s'éloignent davantage de l'état juvénile. CAULLERY (1913) résume ainsi une hypothèse qu'il s'empresse ensuite, à juste raison, de mettre en doute. Cette hypothèse repose sur la supposition que les mâles et les femelles ont à leur disposition la même quantité d'énergie chimique alimentaire qu'ils utilisent selon des voies différentes. Les femelles produisent des œufs riches en vitellus et prennent soin de leurs jeunes. Les mâles, n'ayant pas à subvenir à de telles dépenses énergétiques, se parent au contraire de vives couleurs et sont plus achevés dans leur forme.

Rien ne prouve en fait que l'élaboration des ovules n'est pas compensée, et au delà, par l'élaboration du nombre immense des spermatozoïdes. Le cas des Épinoches est d'ailleurs un peu exceptionnel. Ce sont les mâles qui assument la tâche de construire un nid, d'en agglutiner les matériaux avec une sécrétion visqueuse de leurs cellules rénales, de garder les œufs pendant la période d'incubation et de surveiller les jeunes au cours des premières semaines de leur vie libre. Les femelles se contentent de pondre un petit nombre d'œufs dont elles n'ont plus ensuite aucun souci. Si l'hypothèse précédente était vraie, les Gastérostéidés mâles devraient être moins évolués que leurs femelles et plus rapprochés de l'état jeune. Voyons ce qu'il en est.

La taille plus petite des mâles, leurs yeux plus gros, leur nageoire anale commençant moins en arrière et leur bouclier ventral moins allongé sont des caractères juvéniles. Par contre le nombre des plaques latérales et des rayons dorsaux et anaux plus élevé, la tête et le museau plus longs, la plupart des nageoires plus reculées, la coloration plus vive des téguments sont les caractères d'une évolution plus accentuée dans le sexe mâle.

SEXE	CARACTÈRES JUVÉNILES	CARACTÈRES SÉNILES
♂	Taille plus petite. Yeux plus gros. Bouclier ventral moins allongé. Anale moins reculée.	Plus de plaques et de rayons. Tête et museau plus longs. Nageoires plus reculées (sauf l'anale). Coloration plus vive.
♀	Moins de plaques et de rayons. Tête et museau plus courts. Nageoires moins reculées. Coloration plus terne.	Taille plus grande. Yeux moins gros. Bouclier ventral plus allongé. Anale plus reculée.

En résumé, on ne peut dire qu'un sexe est nettement plus évolué que l'autre. Tous deux offrent un mélange de caractères juvéniles et de caractères séniles. L'hypothèse simpliste du début ne se trouve guère vérifiée, par conséquent, en ce qui concerne les Épinoches.

§ 9. **Comparaison entre les cinq genres de la famille des Gastérostéidés. Hypothèses sur leur descendance.** — Le Tableau ci-dessous renferme les moyennes des mensurations d'un grand nombre d'exemplaires de chaque genre. Il n'y a d'exception que pour les *Eucalia* et les *Apeltes*, dont je n'ai pu me procurer, au Muséum de Paris, qu'une cinquantaine d'exemplaires. J'ai mis à part, sous les initiales PR et PB, les résultats que m'ont fournis les *Pygosteus* de Roskilde Fjord (Stat. 4) et les *Pygosteus* de New-York et de Boston dont je me suis servi pour définir ma forme *gracilis*.

GENRE	DIMENSIONS EN % DE LA LONGUEUR DU CORPS (L)							
	T	M	O	P	V	D	A	K
Gasterosteus	30.9	9.0	8.3	37.8	45.8	62.5	71.0	15.8
Eucalia	27.7	6.6	7.5	32.2	38.5	62.5	62.5	17.8
Pygosteus	27.5	6.8	7.6	34.5	40.9	62.5	62.5	16.9
PR	25.7	6.0	7.6	33.4	38.5	62.5	62.4	18.3
PB	25.0	6.3	7.5	29.4	38.5	58.8	58.8	20.1
Spinachia	27.0	11.7	4.9	29.8	41.9	54.5	56.6	34.4
Apeltes	26.3	6.9	8.0	29.7	30.1	50.2	59.5	23.2

Les diagrammes de la figure 71 expriment encore plus clairement les ressemblances et les différences entre les cinq genres de la famille. Ils complètent les descriptions et les diagnoses formulées au début de ce travail.

HEINCKE (1889) considère que l'ancêtre des Gastérostéidés a dû être une forme marine, septentrionale, à nombreuses épines dorsales et voisine, par conséquent, des genres *Pygosteus* et *Spinachia*.

SMITT (1895) arrive à une semblable conclusion en étudiant les proportions des diverses parties du corps. Il applique la loi de patrogonie et assimile, d'ailleurs gratuitement, l'évolution de la famille des Gastérostéidés au développement individuel des Épinoches. Partant de cette constatation que le museau croît en longueur relative au cours de l'ontogénèse, il place à la base de la famille celui des genres qui a le museau le plus court, c'est-à-dire, pour l'Europe, le genre *Pygosteus*. On sent la fragilité d'une telle conception.

Dans une discussion phylogénétique, tous les caractères doivent entrer en jeu et non un seul choisi arbitrairement.

1° *Bouclier ventral.* — Les genres *Apeltes* et *Spinachia*, dépourvus de pointe du bassin, forment un groupe absolument distinct de celui des genres *Gasterosteus*, *Pygosteus* et *Eucalia*. Il est impossible de savoir laquelle des dispositions est primitive. On ignore si les os pelviens se sont soudés tardivement sur la ligne médiane, ou s'ils se sont au contraire séparés secondairement l'un de l'autre. La première hypothèse paraît cependant la plus vraisemblable car les deux os pelviens ont des centres d'ossification entièrement séparés;

2° *Fentes branchiales*. — La séparation des fentes branchiales des *Gasterosteus* et des *Apeltes* résulte de la soudure de la membrane branchiale à l'isthme de la gorge. C'est donc un caractère secondaire qui a suivi et non précédé la communication des fentes branchiales. A ce

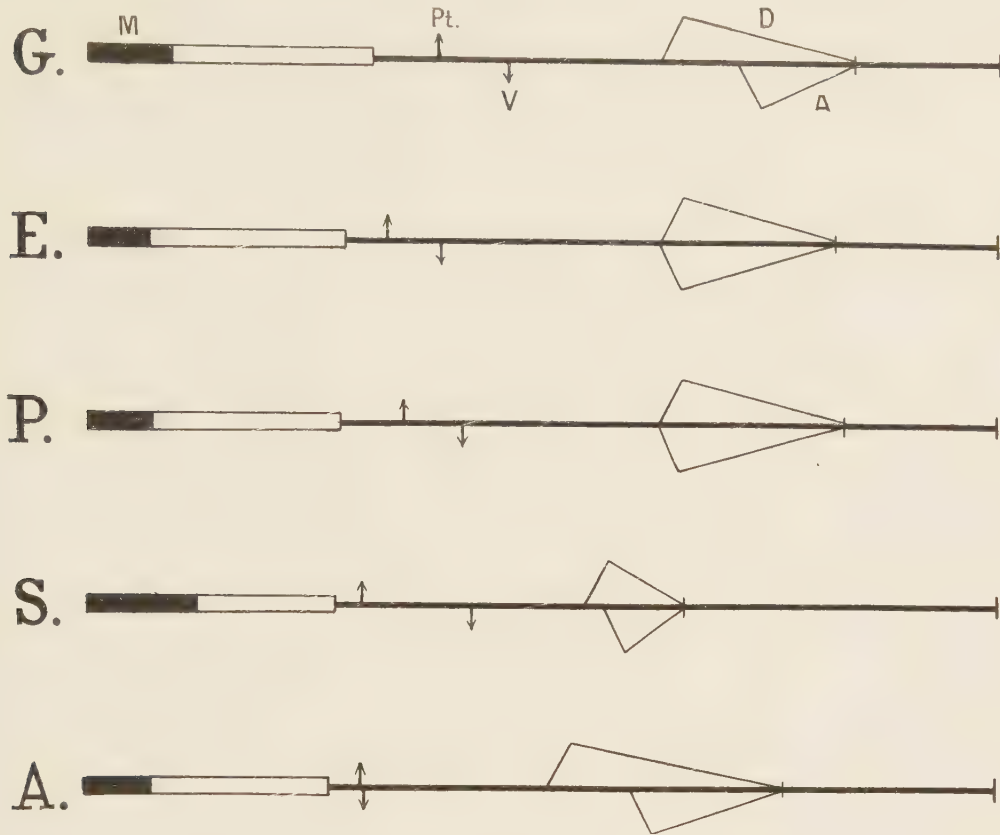


FIG. 71. — Diagrammes représentant les proportions des diverses parties du corps dans les genres *Gasterosteus* (G), *Eucalia* (E), *Pygosteus* (P), *Spinachia* (S) et *Apeltes* (A).

point de vue le genre *Gasterosteus* est plus évolué que les genres *Pygosteus* et *Eucalia*; le genre *Apeltes* est plus évolué que le genre *Spinachia*;

3° *Epines dorsales*. — Le nombre des épines varie de 2 à 16 et forme une série continue quand on passe d'un genre aux autres :

<i>Gasterosteus</i>	2	3	4	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Apeltes</i>	.	.	4	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Eucalia</i>	.	.	.	5	6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Pygosteus</i>	.	.	.	.	6	7	8	9	10	11	12	.	.	.	.
<i>Spinachia</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	13	14	15	16

Les genres à épines peu nombreuses ne sont pas des types primitifs. On sait que le nombre des organes métamérisés, quels qu'ils soient, a toujours tendance à se réduire et non à augmenter;

4° *Forme du corps*. — Les genres qui possèdent le plus grand nombre d'épines ont aussi le corps le plus allongé. Les types primitifs devaient donc avoir un rapport L : H élevé. Ce

sont actuellement les genres *Apeltes* et *Spinachia* qui se rapprochent le plus de cette condition archaïque;

5° *Museau*. — Le museau très long des *Spinachia* est un caractère d'évolution accentuée qui rapproche ces poissons des Syngnathidés et des Centriscidés (p. 13). Rien qu'à ce point de vue, comme aussi par la brièveté et le petit nombre des rayons de ses nageoires impaires, le genre *Spinachia* ne peut être un commencement de série. Il en est de même, bien qu'à un moindre degré, pour le genre *Gasterosteus*. Par contre, le museau est très court chez les *Pygosteus*, les *Apeltes* et les *Eucalia* qui sont ainsi plus voisins des ancêtres de la famille.

6° *Plaques latérales*. — Plusieurs raisons m'ont conduit à penser que les formes **holo-gymna**, **gymnura**, **carinata**, **semiarmata** résultent d'arrêts de développement de la forme plus complète **trachura**. L'ancêtre des Gastérostéidés devait être cuirassé dans toute la longueur de son corps. Or il n'y a que les genres *Gasterosteus*, *Pygosteus* et *Spinachia* qui puissent offrir ce caractère. Les *Apeltes* et les *Eucalia*, dont la peau est nue, s'éloignent au contraire de la forme ancestrale;

7° *Habitat*. — Seuls les genres *Gasterosteus* et *Pygosteus* sont ubiquistes. Ils se rencontrent : a) dans l'Ancien et le Nouveau Continents; b) dans les eaux douces, saumâtres et marines. Les autres genres sont plus localisés. *Spinachia* est spécial aux côtes atlantiques européennes. *Apeltes* est propre aux côtes atlantiques de l'Amérique du Nord. *Eucalia* appartient aux eaux douces des États-Unis et du Canada. Ils paraissent, par cela même, plus éloignés de la forme ancestrale.

En définitive, la souche des Gastérostéidés a dû offrir les caractères suivants :

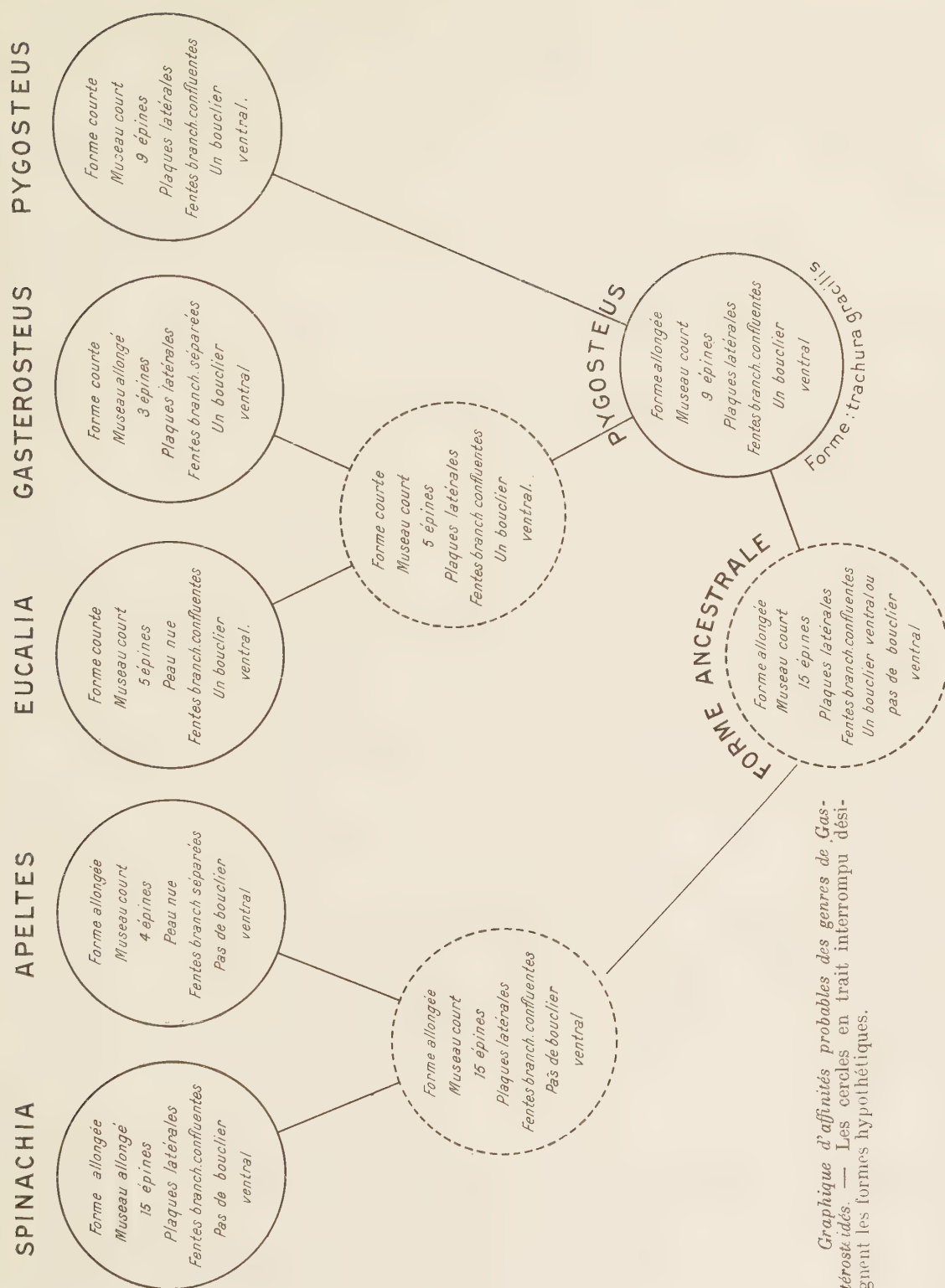
- a) Forme allongée.
- b) Museau court.
- c) Nombreuses épines (une quinzaine).
- d) Cuirasse latérale continue.
- e) Fentes branchiales confluentes.
- f) Eurythermie et euryhalinité.
- g) Habitat étendu et septentrional.

Je puis ajouter, d'après ce que j'ai déjà dit, que cet habitat se trouvait sur le littoral du Continent Nordatlantique et que les Gastérostéidés y sont apparus au plus tard à l'époque Nummulitique.

Des cinq genres actuels, celui qui se rapproche le plus du type ancien est incontestablement le genre *Pygosteus*. Mais il faut ajouter : le genre *Pygosteus* dans sa forme **trachura-gracilis**. **Trachura** s'entend au point de vue du nombre des plaques latérales. Quant à **gracilis**, cette expression me sert à désigner la forme longue et grêle que j'ai observée chez les Épinochettes de Roskilde Fjord (Stat. 4) et de Boston. La hauteur du corps y est contenue environ 6 fois dans la longueur totale, au lieu de 5 fois chez les Épinochettes ordinaires. L'étirement est dû en majeure partie au pédoncule caudal.

A mon avis, on peut se faire une idée approximative de l'ancêtre des Gastérostéidés au moyen de la figure 62 B (p. 121) qui représente une Épinochette de Boston. Il faut cependant étirer davantage son corps et accroître le nombre de ses épines dorsales. A partir de cette souche, les cinq genres de la famille ont dû s'enchaîner comme je l'indique à la page suivante.

Au cours de l'impression de ces *Recherches sur les Épinoches*, il m'est tombé sous les yeux, un peu tardivement, trois courtes notes de HAY (1907) et JORDAN (1907, 1908) relatives à des Épinoches fossiles. Il s'agit de huit spécimens, pour la plupart en assez mauvais état, provenant d'une argile blanche d'eau douce des environs de Hazen, État de Nevada



Graphique d'affinités probables des genres de Gasterostéidés. — Les cercles en trait interrompu désignent les formes hypothétiques.

(U. S.). Le dépôt de ces couches fossilifères remonte, vraisemblablement, à la fin du Tertiaire ou au début du Quaternaire. Les Épinoches appartiennent au genre *Gasterosteus* (existence d'un bouclier ventral et de 3 épines dorsales) et sont extrêmement voisines des Épinoches (*G. williamsoni* des auteurs) qui vivent à l'heure actuelle dans les ruisseaux de la même région. Cependant elles paraissent plus grêles; le rapport L : H y est compris entre 5 et 5,5. D'autre part, elles ne possèdent qu'un très petit nombre de plaques latérales (2-3) ou en sont même complètement dépourvues. Je puis donc les rapporter à mes formes **gracilis**, **hologymna** et **gymnura**.

Une autre Épinoche fossile, très voisine des types actuels, a été trouvée dans le Pléistocène du Canada par W. DAWSON.

Mais en somme, au point de vue de la descendance des genres et des espèces de Gastérostéidés, la paléontologie n'a encore fourni aucun renseignement digne d'intérêt.

§ 10. **Conception nouvelle des formes d'Épinoches. Préliminaire à la systématique.** — Au terme de la deuxième partie de ce travail, il importe de jeter un coup d'œil en arrière et de mesurer le chemin parcouru. Je résumerai seulement les principes qui vont m'être utiles pour critiquer les soi-disant espèces créées par mes prédécesseurs.

Les Épinoches sont extrêmement variables par tous leurs caractères numériques, métriques, morphologiques et chromatiques. Que l'on considère les individus d'une même population, d'une même génération ou d'une même ponte, il est pratiquement impossible d'en trouver deux absolument identiques à tous les points de vue.

Si l'on envisage les caractères séparément, on peut distinguer pour chacun d'eux un certain nombre de *formes*.

Plaques latérales : formes **trachura**, **semiarmata**, **gymnura**, **carinata**, **hologymna**.

Épines dorsales : formes **teraculeata**, **tetracantha**, **biarmata**.

Forme du corps : formes **brevis** et **gracilis**.

Longueur des épines : formes **brachycentra**, **dolichocentra**, **brachypoda**, **dolichopoda**, **apoda**.

Dentelures des épines : formes **leiocentra** et **trachycentra**.

Je ne prétends pas épuiser ainsi la totalité des formes d'Épinoches. J'énumère seulement les principales : celles qui frappent le plus l'attention.

Chaque forme n'est pas une espèce, ni même une variété ou une race locale, comme on l'a cru. C'est un aspect que peuvent offrir quelques individus vivant au milieu d'autres de forme différente.

Une Épinoche sera définie, par exemple, au moyen d'une combinaison de formes telle que **gymnura - tetracantha - brachycentra - leiocentra - gracilis**.

Autant de combinaisons possibles, autant de sortes d'Épinoches qu'on peut être amené à observer. Or les 17 formes que j'ai définies, à supposer qu'elles puissent apparaître toutes dans le genre *Gasterosteus*, donneraient 300 combinaisons différentes.

En réalité, il est des formes dont on connaît le déterminisme approximatif et qui ne peuvent se produire simultanément. Cela réduit le nombre des associations de caractères. Il en est de même dans l'espèce humaine : les cheveux blonds et les yeux noirs ne sont que rarement associés. Chaque combinaison de formes doit avoir une fréquence particulière.

Il est arrivé ceci aux naturalistes descripteurs : n'ayant en mains qu'un très petit nombre de spécimens, parfois un seul, ils se sont trouvés en présence de formes distinctes et différemment combinées. L'illusion d'espèces différentes s'est alors imposée à leur esprit. Mais pas plus

qu'on ne songe à distinguer spécifiquement, d'une part les hommes aux cheveux blonds et bouclés et aux yeux bleus, d'autre part les hommes aux cheveux bruns et droits et aux yeux noirs, pas plus je ne consentirai à admettre des espèces d'Épinoches fondées sur des caractères aussi variables.

TROISIÈME PARTIE

SYSTÉMATIQUE

CHAPITRE VII

Systématique du genre *Gasterosteus*

Le mot *Gasterosteus*, utilisé par LINNÉ (1758), a servi d'abord à désigner l'ensemble des Épinoches, des Épinochettes et des Épinoches de mer du continent européen; ainsi que plusieurs autres poissons, tels que les Liches et les Naucrates, qui font actuellement partie des Scombriformes. Puis son sens s'est restreint, à partir de FLEMING (1828) et de GILL (1861), à la désignation des véritables Épinoches à 3 épines dorsales, à fentes branchiales séparées sous la gorge et à bouclier ventral, telles que je les ai définies au début de ce travail.

Synonymie :

Gasterosteus (LINNÉ) GILL, 1861.

< *Gasteracanthus* PALLAS, 1811.

< *Gasterosteus* + *Leiurus* SWAINSON, 1839.

Une quarantaine d'espèces ont été décrites dans le genre *Gasterosteus sensu stricto*. Je vais résumer leurs diagnoses en considérant successivement les Épinoches européennes et de l'Afrique du Nord (18 sp.), les Épinoches du versant atlantique des États-Unis et du Canada, y compris Terre-Neuve, le Groenland et l'Islande (13 sp.), enfin les Épinoches du littoral de l'océan Pacifique (11 sp.). Je ne me soucierai pas de concilier des données parfois contradictoires. C'est précisément une des preuves de l'incertitude qui règne au sujet des espèces dont il s'agit.

I. Épinoches européennes et de l'Afrique du Nord

N° 1. ***Gasterosteus aculeatus*** (vel *trachurus*) CUVIER et VALENCIENNES (1829). Étymologie : *aculeatus*, aiguillonné; *τρῆχὺς*, rude; *ὄυρά*, queue (allusion à la carène caudale).

1° Cuirasse continue de 30-32 plaques. Carène caudale très saillante. — 2° Épines dorsales longues, effilées. Dentelures aiguës, nombreuses, régulières. — 3° Épines ventrales longues, effilées, très élargies latéralement

à la base. Dentelures fines et régulières. — 4° Pointe du bassin égale aux épines ventrales et atteignant presque l'anus. — 5° Pectorales n'arrivant pas à la base des épines ventrales. — P. 10, D. III/9-12, A. I/8-9.

N° 2. **Gasterosteus leiurus** (vel **gymnurus**) CUVIER et VALENCIENNES (1829). Étymologie : λείος, lisse; γυμνός, nu; ὄψις, queue (pas de carène caudale). Types au Muséum de Paris (nos 7082, 7088, 7120, 7200). Origine : Paris, La Rochelle.

1° Taille ne dépassant pas 6 cm. — 2° Cuirasse localisée dans la région thoracique, ne dépassant pas la seconde épine dorsale, et comprenant 4-7 plaques. — 3° Épines dorsales peu élargies à la base et régulièrement effilées. Dentelures aiguës, assez fortes, sauf à la pointe où elles manquent. — 4° Épines ventrales assez longues. Dentelures fines et régulières au bord supérieur. — P. 10-11, D. III/10-12, A. I/8.

N° 3. **Gasterosteus semiarmatus** CUVIER et VALENCIENNES (1829). Étymologie : *semi*, à demi; *armatus*, armé. Types au Muséum de Paris (nos 2348, 7078). Origine : Abbeville.

1° Cuirasse interrompue sur les flancs, à partir du cinquième rayon de la dorsale. 13-14 plaques antérieures. Carène caudale de 10 plaques. — 2° Épines dorsales de longueur médiocre, larges à leur base. Dentelures fortes et irrégulières. — 3° Épines ventrales très élargies latéralement à la base. Dentelures très aiguës et très fortes au bord supérieur. — 4° Pointe du bassin de l'espèce n° 1. — P. 10, D. III/10-12, A. I/8-9.

N° 4. **Gasterosteus semiloricatus** CUVIER et VALENCIENNES (1829). Étymologie : *semi*, à demi; *loricatus*, cuirassé. Type au Muséum de Paris (n° 2347). Origine : Le Havre.

1° Cuirasse interrompue sur les flancs à partir du troisième ou du quatrième rayon de la dorsale. 13 plaques antérieures. Carène caudale de 6-7 plaques. — 2° Épines dorsales très longues, très aiguës, peu élargies à la base. Dentelures acérées, très fortes, assez espacées (BLANCHARD), scitées (SAUVAGE). — 3° Épines ventrales à dentelures très prononcées et assez espacées au bord supérieur. — 4° Pointe du bassin courte et étroite, ne dépassant pas les épines. — D. III/11, A. I/8.

N° 5. **Gasterosteus argyropomus** CUVIER et VALENCIENNES (1829). Étymologie : ἄργυρος, argent; πώμα, couvercle (opercule). Types au Muséum de Paris (n° 677). Origine : Florence.

1° Cuirasse de l'espèce n° 2. — 2° Épines dorsales courtes, n'arrivant pas à la base l'une de l'autre quand elles sont rabattues, grêles, peu dentelées. — 3° Épines ventrales plus courtes que la pointe du bassin. — 4° Opercules très brillants. — P. 9, D. III/11-12, A. I/10.

N° 6. **Gasterosteus brachycentrus** CUVIER et VALENCIENNES (1829). Étymologie : βραχύς, court; κέντρον, aiguillon. Types au Muséum de Paris (nos 694, 7097). Origine : Florence.

1° Cuirasse de l'espèce n° 2. — 2° Épines dorsales très courtes, faisant 1/5 de la hauteur du corps. Dentelures presque nulles. — 3° Épines ventrales très courtes, faisant 1/3 de la pointe du bassin, peu élargies à leur base. Dentelures presque nulles. — 4° Pointe du bassin large et obtuse. — 5° Pectorales arrivant à peine au niveau de l'insertion des épines ventrales. — P. 10, D. III/12-13, A. I/9.

N° 7. **Gasterosteus tetracanthus** CUVIER et VALENCIENNES (1829). Étymologie : τετρά, à quatre; ἄκανθα, épine. Type au Muséum de Paris (n° 1821). Origine : Florence.

1° Cuirasse de l'espèce n° 2. — 2° Épines dorsales courtes et au nombre de quatre. Dentelures presque nulles. — 3° Épines ventrales courtes, faisant 1/2 de la pointe du bassin. — 4° Pectorales arrivant à la base des épines ventrales. — P. 11, D. IV/14-15, A. I/9-10.

N° 8. **Gasterosteus spinulosus** JENYNS (1835). Étymologie : *spinulosus*, spinuleux (à nombreuses épines). Origine : Édimbourg (Écosse).

1° Cuirasse de l'espèce n° 2. — 2° Épines dorsales au nombre de quatre et très courtes, faisant 1/4 de la hauteur du corps. — P. 10, D. IV/8-11, A. I/8-10.

N° 9. **Gasterosteus quadrispinosa** CRESPON (1844). Étymologie : *quadri*, 4 fois; *spinosa*, épineuse. Origine : Nîmes.

1° Cuirasse de l'espèce n° 2. — 2° Épines dorsales au nombre de quatre. — 3° Dessus de la tête rectiligne.

N° 10. **Gasterosteus nemausensis** CRESPON (1844). Étymologie et origine : *nemausensis*, de Nîmes.

1° Cuirasse de l'espèce n° 2. — 2° Épines dorsales au nombre de deux, « dont l'une est placée sur le haut du dos et l'autre à la naissance de la caudale (*sic*) ».

N° 11. **Gasterosteus ponticus** NORDMANN (1840). Étymologie et origine : *ponticus*, du Pont (Mer Noire). Types au Muséum de Paris (n° 7098).

1° Cuirasse continue ou interrompue, de 27-31 plaques. Carène caudale à peine visible. — 2° Épines dorsales moins effilées et à dentelures plus fortes que dans l'espèce n° 1. — 3° Épines ventrales très effilées, peu élargies à la base. — 4° Pectorales dépassant un peu la moitié des épines ventrales. — P. 10, D. III/10, A. I/7.

N° 12. **Gasterosteus biarmatus** NORDMANN (1840) Étymologie : *bis*, deux fois ; *armatus*, armé. Origine : Crimée. Caractère : 2 épines dorsales.

N° 13. **Gasterosteus neustrianus** BLANCHARD (1866). Étymologie : *neustrianus*, de Neustrie, partie Nord-Ouest de la France. Type au Muséum de Paris (n° 7114). Origine : Harfleur.

1° Petite taille. — 2° Cuirasse interrompue sur les flancs à partir du cinquième rayon de la dorsale. 17 plaques antérieures. Carène caudale de 11-12 plaques. — 3° Épines dorsales fort larges à leur base, très coniques. Dentelures très faibles. — 4° Épines ventrales très longues et très aiguës, moins élargies à leur base que dans l'espèce n° 1. Dentelures moins nombreuses et plus grossières au bord supérieur. — D. III/11, A. I/8.

N° 14. **Gasterosteus bailloni** BLANCHARD (1866). Étymologie : dédié au naturaliste Baillon. Types au Muséum de Paris (n° 7151, 7153). Origine : Abbeville.

1° Taille atteignant 7 cm. — 2° Cuirasse de l'espèce n° 2. — 3° Épines dorsales petites, graduellement amincies, finement denticulées. — 4° Épines ventrales longues, épaisses, à dents fortes et régulières au bord supérieur.

N° 15. **Gasterosteus argentatissimus** BLANCHARD (1866). Étymologie : très argenté. Types au Muséum de Paris (n° 6675, 6678). Origine : Avignon, La Sorgue.

1° Cuirasse de l'espèce n° 2. — 2° Épines dorsales petites, coniques, très aiguës, ne se touchant pas quand elles sont rabattues. Dentelures acérées et assez régulières. — 3° Épines ventrales plus courtes et plus larges que dans les autres espèces de France. Dentelures plus nombreuses et plus pointues au bord supérieur. — 4° Pointe du bassin courte. — 5° Coloration argentée très étendue. — D. III/11, A. I/8.

N° 16. **Gasterosteus elegans** BLANCHARD (1866). Types au Muséum de Paris (n° 6673, 7100). Origine : Toulouse, la Garonne.

1° Cuirasse de l'espèce n° 2. — 2° Corps plus allongé que dans les espèces septentrionales. — 3° Épines dorsales grêles, effilées. Dentelures très faibles. — 4° Épines ventrales minces, grêles, à peine élargies à la base. Dentelures fort espacées et très petites. — D. III/11, A. I/8.

N° 17. **Gasterosteus algeriensis** SAUVAGE (1874). Étymologie et origine : *algeriensis*, d'Alger. Types au Muséum de Paris (n° 5123). Description faite par GERVAIS (1866-69), PLAYFAIR et LETOURNEUX (1871), SAUVAGE (1874), REGAN (1909), PELLEGRIN (1921).

1° Cuirasse de 0-4 plaques. — 2° Taille ne dépassant guère 5 cm. — 3° Épines dorsales courtes, plus courtes que le diamètre orbitaire, faisant 1/5 de la hauteur du corps, grêles et lisses. — 4° Épines ventrales courtes, faisant 1/2 ou 3/4 de la pointe du bassin. — 5° Petit nombre de vertèbres (29). — P. 10-12, D. III/11-13, A. I/8-10.

N° 18. **Gasterosteus hologymnus** REGAN (1909). Étymologie : *ὅλος*, entièrement ; *γυμνός*, nu. Origine : Rome. Le caractère dominant est l'absence complète de plaques latérales. — D. III/12-13, A. I/8-10.

II. Épinoches du versant atlantique de l'Amérique du Nord

N° 19. **Gasterosteus bispinosus** WALBAUM (1792), KENDALL (1895). Étymologie : *bis*, deux fois ; *spinosus*, épineux. Origine : côte du Maine (U. S.).

1° Taille atteignant 6 cm. — 2° Corps allongé, grêle ; hauteur contenue plus de 4 fois dans la longueur (?). — 3° Cuirasse latérale complète, de 28-33 plaques. — 4° Épines dorsales longues. — D. III/12-14, A. I/8-10.

N° 20. **Gasterosteus noveboracensis** (1) CUVIER et VALENCIENNES (1829). Étymologie et origine : *noveboracensis*, de New-York. Type au Muséum de Paris (n° 7074).

1° Cuirasse latérale complète, de 30-37 plaques. Carène caudale très saillante. — 2° Plaques dorsales plus étroites ; ligne latérale plus voisine du dos que dans l'espèce n° 1. — 3° Épines dorsales élargies à la base.

(1) Est-ce la même espèce que *G. noveboracensis* DEKAY (1842) ? SAUVAGE ne le croit pas.

Dentelures moins nombreuses et plus fortes que dans l'espèce n° 1. — 4° Épines ventrales à base plus élargie et à dentelures plus faibles que dans l'espèce n° 1. — 5° Pointe du bassin dépassant les épines ventrales ou de même longueur que ces dernières. — 6° Coloration brune foncée. — P. 10-11, D. III/10-13, A. I/8-12.

N° 21. **Gasterosteus niger** CUVIER et VALENCIENNES (1829). Étymologie : *niger*, noir. Types au Muséum de Paris (n° 3057). Origine : Terre-Neuve.

1° Cuirasse latérale complète de 33 plaques. — 2° Profil de la tête très incliné. — 3° Épines dorsales élancées, étroites, longues, se touchant les unes les autres quand elles sont rabattues, à peine élargies à la base. Dentelures fines et nombreuses. — 4° Épines ventrales grêles, effilées, élargies à la base. Dentelures fortes au bord externe. — 5° Pointe du bassin de même longueur que les épines ventrales. — 6° Coloration brune foncée. — P. 10, D. III/10, A. I/9.

N° 22. **Gasterosteus biaculeatus** (1) CUVIER et VALENCIENNES (1829). Étymologie : *bis*, deux fois; *aculeatus*, aiguillonné. Types au Muséum de Paris (n° 7101). Origine : Terre-Neuve.

1° Petite taille. — 2° Cuirasse latérale thoracique de 6 plaques. Queue nue. — 3° Épines dorsales longues, très aiguës, non élargies à la base, non dentelées. — 4° Épines ventrales aiguës, portant à leur base, de chaque côté, une forte dent plate. Dentelures presque nulles. — 5° Pointe du bassin de même longueur que les épines ventrales. — 6° Coloration brune foncée. — P. 9-10, D. III/10-12, A. I/8.

N° 23. **Gasterosteus loricatus** REINHARDT (1838). Étymologie : *loricatus*, cuirassé. Origine : Groenland. Se distingue de l'espèce n° 20 par ses épines dorsales moins élargies à la base et plus courtes; par sa pointe du bassin plus longue. — P. 10, D. III/10, A. I/9.

N° 24. **Gasterosteus dimidiatus** REINHARDT (1838). Origine : Groenland. Je ne connais pas ses caractères.

N° 25. **Gasterosteus blaculeatus** (1) DEKAY (1842), STORER (1846-57). Origine : New-York.

1° Cuirasse latérale complète, de 28-30 plaques, Carène caudale très saillante. — 2° Épines dorsales très élargies à leur base, très aiguës, un peu recourbées. — 3° Épines ventrales aiguës, élargies à leur base. — P. 9-10, D. III/11-12, A. I/6-8.

N° 26. **Gasterosteus cuvieri** GIRARD (1849). Origine : Labrador. Étymologie : dédié à Cuvier.

1° Cuirasse latérale thoracique de 4 plaques. Carène caudale. — 2° Corps allongé; hauteur contenue 5 fois $\frac{1}{2}$ dans la longueur (?). — 3° Épines dorsales longues, aiguës, dentelées. — 4° Épines ventrales grêles, dentelées. — 5° Pointe du bassin longue et étroite.

N° 27. **Gasterosteus wheatlandi** PUTNAM (1866). Étymologie : dédié à Wheatland. Origine : Nahant.

1° Cuirasse latérale thoracique de 6-8 plaques. Queue nue. — 2° Épines ventrales non élargies à la base. — D. III/10-12, A. I/8.

N° 28. **Gasterosteus atkinsii** BEAN (1879-a). Étymologie : dédié à Atkins. Origine : Schoodic Lake (Maine).

1° Cuirasse latérale de 10-22 plaques, interrompue sur les flancs, avec carène caudale. — 2° Corps allongé; hauteur contenue environ 5 fois dans la longueur (?). — 3° Épines dorsales longues, grêles, faiblement dentelées. — 4° Épines ventrales longues, atteignant presque l'anus, grêles, fortement dentelées au bord externe. — 5° Pointe du bassin longue et étroite. — P. 10, D. III/10-12, A. I/8-9.

N° 29. **Gasterosteus gladiunculus** KENDALL (1895). Étymologie : *gladius*, glaive (épine). Origine : côte du Maine (U. S.).

1° Cuirasse latérale thoracique de 4-8 plaques (et un spécimen à 24 plaques, avec une carène caudale). — 2° Corps peu allongé; hauteur contenue moins de 4 fois dans la longueur (?). — 3° Petite taille, au plus 35 mm. — D. III/9-10, A. I/7-8.

N° 30. **Gasterosteus suppositus** SAUVAGE (1874). Étymologie : *suppositus*, hypothétique (espèce incertaine). Origine : New-York. Espèce mal définie : corps moins allongé, pectorales plus longues. Épines ventrales insérées plus en avant.

(1) Le même nom spécifique est employé par SHAW (1803) et MITCHILL (1815) pour désigner des Épinoches de New-York. La description en est si confuse qu'on ne peut en tenir compte.

N° 31. **Gasterosteus islandicus** SAUVAGE (1874). Étymologie et origine : d'Islande. Types au Muséum de Paris (n° 5594).

1° Cuirasse latérale thoracique de 5 plaques. — 2° Plaques dorsales bien différentes de celles de l'espèce n° 2. — 3° Épines dorsales n'arrivant pas à la base l'une de l'autre quand elles sont rabattues, un peu élargies à la base, faiblement dentelées. — 4° Épines ventrales faibles, pointues, à bords lisses. — 5° Pointe du bassin dépassant les épines ventrales. — P. 9, D. III/10, A. I/7.

III. Épinoches du littoral de l'océan Pacifique

N° 32. **Gasterosteus cataphraetus** PALLAS (1811), TILESIIUS (1811) = *G. obolarius* CUVIER et VALENCIENNES (1829). Étymologie : *κατάφρατος*, cuirassé ; *obolarius*, espace prépectoral comparé à une obole, pièce d'argent. Origine Kamtchatka.

1° Cuirasse complète de 28-30 plaques. Queue carénée. — 2° Épines dorsales longues et grêles, dentelées. — 3° Épines ventrales longues, grêles, élargies à la base, dentelées au bord supérieur. — 4° Pointe du bassin étroite, aussi longue que les épines ventrales. — 5° Ligne latérale très rapprochée du dos. — P. 10, D. III/11-13, A. I/8-12.

N° 33. **Gasterosteus insculptus** RICHARDSON (1855). — Étymologie : *insculptus*, gravé (os du crâne et plaques latérales sculptés). Origine : régions arctiques. Je connais seulement un caractère de cette espèce : cuirasse latérale complète.

N° 34. **Gasterosteus williamsoni** GIRARD (1854-a). Étymologie et origine : dédié à Williamson, ou de Williamson's Pass (Californie).

1° Pas de plaques latérales. — 2° Épines dorsales arrivant à la base l'une de l'autre quand elles sont rabattues, courtes, faibles, effilées, à peine élargies à la base. Dentelures presque nulles et très peu nombreuses. — 3° Épines ventrales très courtes, non élargies à la base. Dentelures fines au bord supérieur. — 4° Pointe du bassin égale aux épines ventrales, étroite, effilée. — P. 10, D. III/10-11, A. I/7-8.

N° 35. **Gasterosteus microcephalus** GIRARD (1854-a). Étymologie : *μικρός*, petit ; *κεφαλή*, tête. Origine : Californie.

1° Cuirasse latérale thoracique, de 4-8 plaques, finissant au niveau de la seconde épine dorsale. Parfois davantage de plaques (jusqu'à 25) et une carène caudale. — 2° Tête très petite ; pédoncule caudal court. — 3° Épines dorsales bien développées, longues, aiguës, étroites. Dentelures très faibles et peu nombreuses. — 4° Épines ventrales très développées, non élargies à la base, fortement dentelées au bord supérieur. — 5° Pointe du bassin dépassant les épines ventrales. — P. 10, D. III/9-13, A. I/6-9.

N° 36. **Gasterosteus plebeius** GIRARD (1854-b). Étymologie : *plebeius*, vulgaire. Origine : Californie.

1° Cuirasse latérale thoracique, de 6 plaques, finissant au niveau de la seconde épine dorsale. — 2° Hauteur contenue plus de 4 fois dans la longueur (?). — 3° Épines dorsales bien développées, effilées. Dentelures fortes et peu nombreuses. — 4° Épines ventrales très développées. Dentelures fortes et peu nombreuses au bord supérieur. — P. 10, D. III/10-11, A. I/9.

N° 37. **Gasterosteus inopinatus** GIRARD (1854-b). Étymologie : *inopinatus*, imprévu (?). Origine : Californie.

1° Cuirasse latérale thoracique. — 2° Hauteur contenue 5 fois dans la longueur (?). — 3° Épines dorsales grêles, à peine dentelées. — 4° Épines ventrales grêles, très finement dentelées. — P. 10, D. III/10-12, A. I/19.

N° 38. **Gasterosteus serratus** AYRES (1855). Étymologie : *serratus*, dentelé (épineux). Origine : Californie.

1° Cuirasse latérale complète de 33 plaques. — 2° Épines dorsales longues, arrivant à la base l'une de l'autre quand elles sont rabattues, grêles, effilées, peu élargies à la base. Dentelures acérées et nombreuses. — 3° Épines ventrales très acérées, un peu élargies à la base. Dentelures aiguës et espacées au bord supérieur. — 4° Pointe du bassin plus courte que les épines ventrales, arrivant à l'anus. — P. 9, D. III/10, A. I/9.

N° 39. **Gasterosteus intermedius** GIRARD (1856). Étymologie : *intermedius*, intermédiaire (entre 2 autres espèces). Origine : cap Flattery (Washington).

1° Cuirasse complète. Queue carénée. — 2° Épines dorsales de longueur médiocre, très finement dentelées au bord. — 3° Épines ventrales fortement dentelées au bord supérieur. — 4° Pointe du bassin dépassant les épines ventrales.

N° 40. *Gasterosteus pugetti* GIRARD (1856). Étymologie : du Puget Sound (Californie).

1° Cuirasse latérale thoracique. — 2° Épines dorsales grêles, à bords lisses. — 3° Épines ventrales grêles, dentelées. — 4° Pointe du bassin égale aux épines ventrales.

N° 41. *Gasterosteus santæ-annæ* REGAN (1909) = *G. williamsoni* JORDAN et EVERMANN (1896). Étymologie et origine : de Santa-Anna River (Californie).

1° Pas de plaques latérales ou rarement 2-3. — 2° Épines dorsales n'arrivant pas à la base l'une de l'autre quand elles sont rabattues. — 3° Épines ventrales élargies à la base, assez fortement dentelées au bord supérieur. — 4° 29 vertèbres au lieu de 31-32 dans les autres espèces. — D. III/10-11, A. I/6-8.

N° 42. *Gasterosteus japonicus* FRANZ (1910). Étymologie et origine : du Japon.

1° Cuirasse latérale thoracique ne dépassant pas la seconde épine dorsale. — 2° Hauteur contenue 4 fois dans la longueur. — 3° Épines dorsales courtes. — 4° Épines ventrales élargies à la base. — D. III/12-13, A. I/8-9.

Tardis que la plupart des ichthyologistes n'ont songé qu'à accroître le nombre des espèces du genre *Gasterosteus*, sans se soucier de la valeur des caractères différentiels utilisés, une pléiade de chercheurs, à l'esprit plus philosophique, se sont préoccupés au contraire d'en réduire le nombre à l'aide de comparaisons judicieuses. Je veux parler de COSTA (1836), de THOMPSON (1841), de CANESTRINI (1865), de GÉHIN (1868), de BONIZZI (1869), de HEINCKE (1889) et de RUTTER (1896).

COSTA compare les différentes formes d'Épinoches du royaume de Naples et aboutit à cette conclusion : « quand une analyse soignée porte sur leurs organes, aucun caractère ne paraît suffisant pour établir, je ne dirai pas une différence spécifique, mais même une simple variété. »

THOMPSON effectue un travail analogue sur les Épinoches d'Irlande et est ainsi conduit à rassembler toutes les espèces septentrionales de CUVIER et VALENCIENNES sous une même désignation spécifique.

CANESTRINI critique principalement les espèces *G. brachycentrus* et *G. tetracanthus* décrites par CUVIER et VALENCIENNES d'après des spécimens de Florence. Ils démontre qu'elles se rattachent aux Épinoches normales par toute une série d'intermédiaires. « In Italia dunque esiste una sola specie di *Gasterosteus* ».

GÉHIN, auteur d'une Révision des poissons du département de la Moselle, suivie de quelques considérations sur le Darwinisme, montre que dans une aire restreinte peuvent exister la plupart des types de CUVIER et VALENCIENNES et de BLANCHARD. « On trouve, dit-il, tous les passages d'un type à un autre. »

BONIZZI s'attaque au livre de BLANCHARD qu'il ruine de fond en comble en ce qui concerne les Épinoches. Les dentelures des épines, qui ont tant servi à BLANCHARD, sont des caractères fugaces et incertains. Il en est de même pour le nombre des plaques latérales. « Le specie del Signor Blanchard, fondata principalmente su questi caratteri, non possono sussistere. »

HEINCKE poursuit des recherches pleines d'intérêt sur la variabilité du nombre des plaques latérales et surtout des épines. J'en ai parlé à plusieurs reprises.

Enfin RUTTER, élève de JORDAN, entreprend une révision des Épinoches du versant pacifique des États-Unis. Il examine 2.200 spécimens provenant de 39 localités et démontre que l'on passe insensiblement des espèces entièrement cuirassées (type : *G. cataphractus*) aux espèces dépourvues de plaques latérales (type : *G. williamsoni*). En un même lieu coexistent

parfois toutes les formes. La longueur des épines et celle de la pointe du bassin sont d'ordinaire plus considérables chez les individus dont l'armature cutanée est le plus développée. RUTTER est ainsi conduit à réduire beaucoup le nombre des espèces californiennes.

SMITH (1895) va encore plus loin que tous les auteurs précédents. Il met en synonymie la totalité des espèces d'Épinoches, aussi bien européennes qu'asiatiques et américaines. D'après lui n'existe qu'une seule espèce, *Gasterosteus aculeatus* LINNÉ, qui est essentiellement polymorphe. Cependant il n'en donne aucune démonstration.

Mes recherches biométriques me permettent d'aboutir à plus de certitude.

Si l'on jette un coup d'œil d'ensemble sur les diagnoses des 42 espèces, on s'aperçoit qu'elles reposent : 1° sur la longueur et la forme du corps; 2° sur l'extension de l'armature cutanée; 3° sur le nombre, la longueur et les dentelures des épines; 4° sur les dimensions du bouclier ventral; 5° sur la formule radiaire; 6° sur la coloration. Or ce sont là, précisément, les caractères dont j'ai étudié la variabilité.

On sait donc ce qu'il faut en penser. Les espèces décrites ne sont pas de véritables espèces. Ce ne sont même pas des variétés. Chacune d'elles est un complexe de formes, au sens que j'ai donné à cette expression (p. 152). Ainsi l'espèce *Gasterosteus tetracanthus* a été fondée sur quelques exemplaires qui ont présenté fortuitement le mélange des formes **gymnura - tetracantha - brachycentra - leiocentra**. De tels spécimens peuvent se rencontrer dans toutes les populations d'Épinoches et se trouver mêlés à des individus de formes toutes différentes (par exemple à des Épinoches **trachura - teraculeata - dolichocentra - trachycentra**).

J'ajoute quelques remarques au sujet de la forme du corps. Il semble que les espèces *G. cuvieri* (n° 26) et *G. atkinsii* (n° 28) appartiennent à une forme **gracilis** définie par le rapport L : H supérieur à 5. Par contre *G. gladiunculus* (n° 29), dont le rapport L : H est inférieur à 4, paraît appartenir à une forme **brevis**. Les deux formes en question, cela va sans dire, ne sont que les extrêmes d'une série continue.

Autant que l'imprécision des diagnoses me l'a permis, j'ai indiqué dans le Tableau de la page 160 les diverses formes que réalise chacune des espèces.

Il est intéressant de comparer les trois groupes suivants d'Épinoches : 1° Épinoches d'Europe; 2° Épinoches du versant atlantique de l'Amérique du Nord; 3° Épinoches du versant pacifique du même continent. Dans les trois groupes existent des formes entièrement cuirassées et à longues épines dentelées. Elles correspondent, par exemple, aux espèces *Gasterosteus aculeatus*, *G. noveboracensis* et *G. cataphractus*. A l'opposé existent des formes entièrement nues et à courtes épines lisses. Ce sont par exemple les espèces *G. hologymnus* et *G. williamsoni*. Entre ces extrêmes s'intercalent toutes les autres formes, notamment les espèces *G. gymnurus*, *G. wheatlandi* et *G. microcephalus*, dont les plaques latérales sont localisées dans la région antérieure du corps.

Il y a parallélisme entre les modifications que subissent, du Nord au Sud, les Épinoches des trois groupes. En effet les Épinoches entièrement cuirassées sont septentrionales et d'eaux marines ou saumâtres, tandis que les Épinoches entièrement nues sont seules méridionales et d'eau douce.

Si l'on considère, avec juste raison, les premières formes comme primitives, on peut définir ainsi la souche du genre *Gasterosteus* :

Épinoche d'une dizaine de centimètres de longueur, — entièrement cuirassée, — à épines longues, fortes et dentelées, — à os crâniens et plaques latérales profondément sculptés. Cette Épinoche réalisait par conséquent l'ensemble des formes **trachura, teraculeata, dolichocentra, dolichopoda, trachycentra**.

NOMS SPÉCIFIQUES	CUIRASSE LATÉRALE				NOMBRE des ÉPINES			LONGUEUR des ÉPINES				DENTELURES des Épines		FORME du CORPS	
	Trachura	Semiarmata	Gymnura	Hologymna	Teraculeata	Tetracantha	Biarmata	Brachycentra	Dolichocentra	Brachypoda	Dolichopoda	Leiocentra	Trachycentra	Brevis	Gracilis
1. Aculeatus	+				+				+		+		+		
2. Leirus			+		+				+		+		+		
3. Semiarmatus		+			+				+		+		+		
4. Semiloricatus		+			+				+		+		+		
5. Argyropomus			+		+			+		+		+			
6. Brachycentrus			+		+			+		+		+			
7. Tetracanthus			+			+		+		+		+			
8. Spinulosus			+			+		+							
9. Quadrispinosa			+			+		+							
10. Nemausensis			+				+								
11. Ponticus	+	+			+				+		+		+		
12. Biarmatus							+								
13. Neustrianus		+			+				+		+	+			
14. Bailloni			+		+										
15. Argentatissimus			+		+			+		+			+		
16. Elegans			+		+				+		+	+			
17. Algeriensis			+	+	+			+		+		+			
18. Hologymnus				+	+										
19. Bispinosus	+				+				+						
20. Noveboracensis	+				+								+		
21. Niger	+				+				+		+		+		
22. Biaculeatus			+		+				+		+	+			
23. Loricatus	+				+				+		+		+		
25. Biaculeatus	+				+				+		+				
26. Cuvieri		+			+				+		+		+		+
27. Wheatlandi			+		+				+		+		+		
28. Atkinsii		+			+				+		+	+	+		+
29. Gladiunculus		+	+		+							+		+	
31. Islandicus			+		+			+		+		+		+	
32. Cataphractus	+				+				+		+		+		
33. Insculptus	+				+										
34. Williamsoni				+	+			+		+		+	+		
35. Microcephalus		+	+		+				+		+	+	+		
36. Plebeius			+		+				+		+	+	+		
37. Inopinatus			+		+							+			
38. Serratus	+				+				+		+		+		
39. Intermedius	+				+							+	+		
40. Pugetti			+		+							+	+		
41. Santæ-annæ			+	+	+			+				+	+		
42. Japonicus			+		+			+					+		

CHAPITRE VIII

Systématique du genre *Pygosteus*

Dans son *Systema Naturæ* (1758), puis dans sa *Fauna Suecica* (1800), LINNÉ fait des Épinochettes une espèce de son grand genre *Gasterosteus*. Il la nomme *G. pungitius* et la distingue des autres espèces par le nombre de ses épines dorsales égal à 10.

Le nombre des espèces à 10 épines s'est ensuite accru au point de nécessiter la création d'un genre spécial. Le mot *Pygosteus* est employé pour la première fois et sans aucune description dans un ouvrage de GILL (1861). C'est une des raisons pour lesquelles BEAN (1879-b) ne lui reconnaît aucune valeur et ce qui a engagé, peut-être, SAUVAGE (1874) à lui substituer un nouveau terme, *Gasterosteia*, qu'il emploie constamment dans sa *Révision des espèces du groupe des Epinoches*.

FATIO (1882) critique le mot *Gasterosteia*, qui ressemble en effet beaucoup trop à *Gasterosteus*, et préfère le remplacer par *Pungitius*.

Pour ma part, je suis plutôt enclin à conserver la désignation de *Pygosteus*. Elle me paraît suffisamment définie par GILL, qui choisit, en effet, comme type de son nouveau genre l'espèce *Gasterosteus occidentalis* de CUVIER et VALENCIENNES.

Synonymie :

Pygosteus GILL, 1861.

< *Gasterosteus* LINNÉ, 1758.

< *Gasteracanthus* PALLAS, 1811.

< *Leiurus* SWAINSON, 1839.

= *Gasterosteia* SAUVAGE, 1874.

= *Pungitius* FATIO, 1882.

Il a été décrit une vingtaine d'espèces de *Pygosteus*. Je vais résumer leurs principaux caractères soi-disant distinctifs, en considérant successivement les Épinochettes européennes, américaines et asiatiques.

I. Épinochettes européennes

N° 1. **Pygosteus pungitius** LINNÉ (1758). Étymologie : *pungitius*, piquant. Types de CUVIER et VALENCIENNES au Muséum de Paris (n° 7118, 7197). Origine : Abbeville, Oise.

1° Une carène caudale de 5-11 plaques. — 2° Hauteur contenue environ 5 fois dans la longueur. — 3° Épines dorsales hautes, courtes, non dentelées. — 4° Épines ventrales longues, non dentelées. — 5° Pointe du bassin plus longue que les épines ventrales. Branches montantes du bassin bien développées. — P. 9-11, D. VII-XI/9-11, A. I/8-12.

N° 2. **Pygosteus lævis** CUVIER et VALENCIENNES (1829). Étymologie : *lævis*, lisse (pas de carène). Types au Muséum de Paris (nos 7102, 7103, 7107). Origine : environs de Paris.

1° Queue nue. — 2° Corps moins élancé, tête plus effilée, épines plus courtes que dans l'espèce précédente. — 3° Pointe du bassin triangulaire, pointue au bout. Branches montantes élargies en haut. — P. 10-11, D. IX-X/11, A. I/9.

N° 3. **Pygosteus platygaster** KESSLER (1860). Étymologie : *πλάτυς*, plat, large, et *γαστήρ*, ventre. Origine : Odessa, Dniepr.

1° Cuirasse latérale complète, de 29-30 plaques, ou interrompue sur les flancs, ou localisée dans la région caudale. Queue toujours carénée. — 2° Épines ventrales courtes, fortes, à bords faiblement dentelés. — 3° Pointe du bassin de même longueur ou plus longue que les épines ventrales. — P. 10, D. VIII-X/7-9, A. I/6-8.

N° 4. **Pygosteus burgundianus** BLANCHARD (1866). Étymologie et origine : *burgundianus*, de Bourgogne (Dijon). Types au Muséum de Paris (n° 7109).

1° Taille ne dépassant pas 5 cm. — 2° Tête effilée comme dans l'espèce n° 2. — 3° Carène caudale de 5 plaques. — 4° Épines ventrales parfaitement lisses. — 5° Pointe du bassin longue, étroite, effilée, échancrée profondément au bord antérieur. Branches montantes plus larges, plus grêles que dans l'espèce n° 1. — P. 10, D. IX-XI/9-10, A. I/9.

N° 5. **Pygosteus lotharingus** BLANCHARD (1866). Étymologie et origine : *lotharingus*, de Lorraine (Meurthe). Types au Muséum de Paris (n° 7090).

1° Queue nue. — 2° Épines ventrales plus fortes que dans l'espèce n° 2. — 3° Pointe du bassin plus effilée; branches montantes plus élargies en haut que dans l'espèce n° 2. — P. 10, D. VIII/9, A. I/8.

N° 6. **Pygosteus breviceps** BLANCHARD (1866). Étymologie : *brevi*, court; *caput*, tête. Origine : Caen. Type au Muséum de Paris (n° 7110).

1° Queue nue. — 2° Tête très courte et très bombée en dessus; museau court; lèvres épaisses. — 3° Épines ventrales courtes et étroites. — 4° Pointe du bassin très étroite, encore plus que dans l'espèce n° 4. — P. 11 D. IX-X/11, A. I/9-10.

II. Épinochettes américaines

N° 7. **Pygosteus occidentalis** CUVIER et VALENCIENNES (1829). Étymologie : occidental (par rapport à la France). Origine : Terre-Neuve. Type au Muséum de Paris (n° 7112).

1° Corps très allongé; tête longue; pédoncule caudal effilé. — 2° Carène caudale de 10 plaques. — 3° Épines dorsales assez longues. — 4° Épines ventrales grêles, très pointues. — 5° Pointe du bassin très étroite, allongée, échancrée en avant, plus longue que les épines ventrales; branches montantes très étroites. — P. 11, D. VIII/8-9, A. I/9.

N° 8. **Pygosteus concinnus** RICHARDSON (1836). Étymologie : *concinus*, élégant. Origine : Saskatchewan et lac du Grand Ours (Canada).

Se distingue de l'espèce n° 1 par son corps plus grêle, son pédoncule caudal plus allongé, ses épines plus fortes et plus hautes. — P. 10, D. VIII-IX/9, A. I/8-9.

N° 9. **Pygosteus mainensis** STORER (1837). Étymologie et origine : de l'État du Maine (U. S.). Épines ventrales dentelées au bord supérieur. — P. 10, D. VIII/9, A. I/8-9.

N° 10. **Pygosteus dekeyi** AGASSIZ (1850) = *P. occidentalis* DEKAY (1842). Origine : New-York.

1° Carène caudale de 12-14 plaques. — 2° Épines ventrales aiguës, dentelées au bord supérieur. — P. 11, D. IX-XI/7-10, A. I/9.

N° 11. **Pygosteus nebulosus** AGASSIZ (1850). Étymologie : *nebulosus*, nébuleux (coloration). Origine : Lac Supérieur.

1° Carène caudale. — 2° Hauteur contenue 6 fois dans la longueur. — P. 10, D. VIII-IX/10-11, A. I/8-9.

N° 12. **Pygosteus blanchardi** SAUVAGE (1874). Étymologie : dédié à Blanchard. Origine : New-York et Boston. Types au Muséum de Paris (n° 7111, 9383, 9384, 9385).

1° Carène caudale de 15-17 plaques. — 2° Corps très allongé; tête longue; pédoncule caudal étiré. — 3° Épines ventrales longues, acérées. — 4° Pointe du bassin plus longue que les épines ventrales, branches montantes très larges. — P. 10, D. X/8, A. I/8.

N° 13. **Pygosteus globiceps** SAUVAGE (1874). Étymologie : *globus*, sphère; *caput*, tête. Origine : États-Unis. Types au Muséum de Paris (n° 4081).

1° Queue nue. — 2° Tête trapue, grosse, bombée en dessus. — 3° Épines ventrales très courtes, fortes. — 4° Pointe du bassin deux fois plus longue que les épines ventrales. — P. 11, D. VIII/9, A. I/8.

N° 14. **Pygosteus brachypoda** BEAN (1879-b). Étymologie : *βραχύς*, court; *πούς, ποδός*, pied (épine ventrale). Origine : versant pacifique de l'Alaska.

1° Épines ventrales très courtes, faisant moins du tiers de la longueur de la tête, contenues de 11 à 13 fois dans la longueur du corps. — 2° Pointe du bassin plus longue que les épines ventrales. — P. 10, D. IX-XII/9-11, A. I/8-11.

III. Épinochettes asiatiques

N° 15. **Pygosteus sinensis** GUICHENOT (1869). Étymologie et origine: *sinensis*, de Chine. Types au Muséum de Paris (n° 5228).

1° Cuirasse latérale complète, de 26-28 plaques, mais peu développée. — 2° Taille ne dépassant pas 35 mm. — 3° Épines dorsales longues, grêles, un peu arquées, à bords lisses. — 4° Épines ventrales longues, très acérées, à bords lisses. — 5° Pointe du bassin plus courte que les épines ventrales et très étroite; branches montantes courtes, étroites. — 6° Pectorales pointues. — D. IX/8, A. I/6.

N° 16. **Pygosteus stenurus** KESSLER (1876). Étymologie: *στενός*, étroit; *ὀυρά*, queue. Origine: Lac Dalai Nor (Mongolie).

Diffère de l'espèce précédente par son corps plus allongé, hauteur contenue 6 fois dans la longueur sans la caudale.

N° 17. **Pygosteus bussei** WARPACHOWSKI (1887). Origine: de l'Amour (Sibérie).

1° Cuirasse latérale complète. — 2° Hauteur contenue de 4 fois $\frac{1}{2}$ à 5 fois $\frac{1}{2}$ dans la longueur.

N° 18. **Pygosteus tymensis** NIKOLSKY (1889) = *P. undecimalis* JORDAN et STARKS (1903). Étymologie: *tymensis*, du Tym, rivière de l'île Sakhalin; *undecim*, onze (épines). Origine: Japon.

1° Carène caudale courte. — 2° Épines dorsales et ventrales très courtes. — 3° Pointe du bassin peu développée. — D. XI-XII/10-11, A. I/9.

N° 19. **Pygosteus steindachneri** JORDAN et SNYDER (1901) = *P. japonicus* STEINDACHNER (1880). Étymologie et origine: *japonicus*, du Japon.

1° Cuirasse latérale complète, de 32-35 plaques, ou incomplète et parfois nulle. — 2° Épines ventrales élancées, pointues, finement dentelées sur les deux bords. — P. 9, D. VIII/11-12, A. I/8-10.

J'ai dû laisser de côté l'espèce *Pygosteus wosnessenskyi*, du Kamtchatka, dont je ne connais pas la diagnose.

On a vu que les caractères spécifiques utilisés sont: 1° l'allongement du corps; 2° la forme de la tête; 3° l'extension de l'armature cutanée; 4° le nombre, la longueur et les dentelures des épines; 5° la longueur et la forme du bouclier ventral; 6° les dimensions des branches montantes du bassin.

J'ai déjà donné mon opinion sur l'étirement du corps (p. 139). Il existe deux formes extrêmes, **brevis** et **gracilis**, reliées par une série continue d'intermédiaires. Les espèces *Pygosteus occidentalis* (n° 7), *P. nebulosus* (n° 11), *P. blanchardi* (n° 12) et *P. stenurus* (n° 16) appartiennent sans conteste à la forme **gracilis**. La hauteur du corps y est contenue 6 fois dans la longueur sans la caudale, comme chez mes Épinochettes de Roskilde Fjord, sans qu'on puisse attribuer à ce caractère une valeur spécifique.

Deux espèces, *Pygosteus breviceps* (n° 6) et *globiceps* (n° 13), sont définies par leur tête très courte, globuleuse, renflée en dessus, par leur museau court et par leurs lèvres épaisses. Ces caractères sont incontestablement infantiles. Ils sont un cas d'arrêt de développement d'une partie du corps. D'ailleurs les espèces en question ont aussi la queue nue et les épines très courtes.

L'armature cutanée des Épinochettes peut affecter, ai-je dit (p. 122), les formes **trachura**, **semiarinata**, **carinata** et **hologymna**, soit au cours du développement individuel, soit parmi les spécimens d'une même population. La carène caudale, quand elle existe, est plus ou moins longue. Ce sont là des caractères individuels et non spécifiques, bien qu'une forme puisse prédominer en telle ou telle Station et donner l'illusion d'un caractère important.

Les espèces décrites relèvent des formes indiquées ci-dessous :

NOMS SPÉCIFIQUES		FORMES			
		TRACHURA	SEMIARMATA	CARINATA	HOLOGYMNA
1.	Pungitius.			+	
2.	Lævis.				+
3.	Platygaster.	+	+	+	
4.	Burgundianus.			+	
5.	Lotharingus.				+
6.	Breviceps.				+
7.	Occidentalis.			+	
8.	Concinnus.			+	
9.	Mainensis.				
10.	Dekayi.			+	
11.	Nebulosus.			+	
12.	Blanchardi.			+	
13.	Globiceps.				+
14.	Brachypoda.			+	
15.	Sinensis.	+			
16.	Stenurus.	+			
17.	Bussei.	+			
18.	Tymensis.			+	
19.	Steindachneri.	+	+	+	+

Chez les Épinochettes que j'ai étudiées, le nombre des épines dorsales est un caractère fluctuant qui oscille entre les valeurs 6 et 11. Or les nombres d'épines qui figurent dans les diagnoses spécifiques sont aussi compris entre ces mêmes limites. En d'autres termes, ce ne sont rien d'autre que des caractères individuels.

La longueur des épines est aussi un caractère fort variable. J'ai défini arbitrairement des formes extrêmes **brachycentra**, **dolichocentra**, **brachypoda** et **dolichopoda**, en ayant bien soin de ne leur attribuer aucune valeur taxonomique. Les soi-disant espèces *Pygosteus globiceps* (n° 13), *P. brachypoda* (n° 14), *P. tymensis* (n° 18) me paraissent réaliser les formes combinées **brachycentra - brachypoda**.

KESSLER (1859) a constaté, sur ses Épinochettes de la mer Noire, que la longueur relative de la pointe du bassin et des épines ventrales, autrement dit le rapport B : v, dépend de l'âge des individus. Les épines ventrales arrivent aux 2/3 de la pointe du bassin chez les jeunes, et à 1/2 chez les adultes. Cet exemple montre le peu d'importance qu'on doit attacher à ce caractère.

Il en est de même de la forme et des dimensions des branches montantes du bassin. C'est l'opinion de BERG (1907) : « The form of the lateral processes of the pubic bone is subject to much variations even in specimens from the same locality. »

Je ne poursuis pas plus avant l'examen des caractères supposés spécifiques. Comme pour le genre *Gasterosteus*, ils se ramènent tous à des caractères purement individuels. C'est par une abstraction, due au petit nombre des exemplaires considérés, que des naturalistes ont été conduits à les faire intervenir en systématique.

Il n'y a donc qu'une seule espèce dans le genre *Pygosteus*. Elle doit recevoir la désignation de *Pygosteus pungitius* LINNÉ.

CHAPITRE IX

Systématique des genres *Eucalia*, *Apeltes* et *Spinachia*

§ 1. **Systématique du genre *Eucalia*.** — Les *Eucalia*, que les Américains appellent Brook Sticklebacks, Épinoches de ruisseaux, ne sont connus scientifiquement que depuis 1840. C'est KIRTLAND qui les a décrits à cette époque sous le nom de *Gasterosteus inconstans*. Trois autres espèces ont été créées ultérieurement. JORDAN (1876) les a réunies dans un nouveau genre *Eucalia* dont les caractères ont été indiqués au début de ce travail.

Synonymie :

***Eucalia* JORDAN, 1876.**

< *Gasterosteus* LINNÉ, 1758.

Voici les caractères des différentes espèces :

N° 1. *Eucalia inconstans* KIRTLAND (1840). Étymologie : *inconstans*, inconstant (grande variabilité de coloration). Origine : État d'Ohio (U. S.).

1° Taille atteignant 65 mm. — 2° Hauteur du corps contenue 4 fois dans la longueur sans la caudale. — 3° Épines dorsales et ventrales courtes; celles-ci dentelées. — 4° Pointe du bassin plus longue que les épines ventrales; branches montantes larges. — P. 10-12, D. IV-VI/9-12, A. I/9-12.

N° 2. *Eucalia pygmæus* AGASSIZ (1850). Étymologie : *πυγμῖος*, nain. Origine : Lac Supérieur.

1° Taille ne dépassant pas 20 mm. — 2° Hauteur du corps contenue 5 fois dans la longueur (?). — 3° Pointe du bassin plus courte que les épines ventrales; branches montantes étroites et peu visibles. — P. 8, D. IV-VI/6-7, A. I/6.

N° 3. *Eucalia micropus* COPE (1865). Étymologie : *μικρός*, petit; *ὤψ*, vue, œil. Origine : État du Kansas (U. S.). Se distingue de l'espèce n° 1 par sa tête plus courte et plus épaisse, par ses épines beaucoup plus courtes, par ses branches montantes du bassin plus petites et plus lisses. La pointe du bassin est deux fois plus longue que les épines ventrales. — P. 10, D. V/10, A. I/9.

N° 4. *Eucalia cayuga* JORDAN (1876). Étymologie et origine : du Lac Cayuga, dans l'État de New-York (U. S.).

1° Taille atteignant 50 mm. — 2° Hauteur du corps contenue un peu plus de 4 fois dans la longueur (?). — 3° Pédoncule caudal plus long et plus grêle que dans l'espèce n° 1. — 4° Nageoires dorsale et anale élevées. — 5° Pointe du bassin plus courte que les épines ventrales; branches montantes étroites. — D. V/10, A. I/10..

Je n'ai pas étudié la variabilité des *Eucalia*. Cependant les caractères supposés distinctifs des espèces ressemblent tellement à ceux qui ont été utilisés pour les *Gasterosteus* et les *Pygosteus* qu'ils n'ont certainement pas plus de valeur que dans ces deux derniers genres. Je suis convaincu de l'existence d'une seule espèce, *Eucalia inconstans* KIRTLAND, dont les autres

ne sont que des formes locales. C'est d'ailleurs l'opinion de EIGENMANN (1886). En outre WAGNER (1910) a fait une critique particulière de *Eucalia pygmaeus*. Il a comparé de nombreuses Épinoches du lac Supérieur et d'autres lacs sans parvenir à distinguer nettement l'espèce d'AGASSIZ de celle de KIRTLAND. La taille, dit-il, est fonction de la capacité du lieu où se développent les Épinoches. Pour ma part, je crois plutôt que les exemplaires étudiés par AGASSIZ étaient des jeunes. Cette circonstance expliquerait l'étirement du corps et la brièveté du bouclier ventral. Quant au nombre peu élevé des rayons aux nageoires dorsale et anale, WAGNER pense à juste raison qu'il s'agit d'une erreur de la part d'AGASSIZ.

§ 2. **Systématique du genre *Apeltes*.** — Ces Épinoches de la côte atlantique des États-Unis n'ont été séparées des *Gasterosteus* qu'en 1861. DEKAY (1842) avait écrit déjà : « In a general systema, it will be found necessary to consider this species as the type of a new genus, for which the name of *Apeltes* would be sufficiently characteristic. » Cependant le genre *Apeltes* est attribué à GILL (1861).

Synonymie :

***Apeltes* GILL, 1861.**

< *Gasterosteus* LINNÉ, 1758.

Trois espèces ont été décrites :

N° 1. ***Apeltes quadracus* MITCHILL (1815), CUVIER et VALENCIENNES (1829) = *A. quadratus* CUVIER (1817), STORER (1836).** Étymologie : *quator*, 4; *acus*, épine. Origine : New-York.

1° Taille atteignant 65 mm. — 2° Hauteur du corps contenue 4 fois dans la longueur (?). — 3° Pédoncule caudal court, contenu 5 fois dans la longueur (?) — 4° Pointes du bassin atteignant le niveau de l'anus. — P. 12-13, D. IV-V/11-13, A. I/8-11.

N° 2. ***Apeltes apeltes* CUVIER et VALENCIENNES (1829).** Étymologie : α , sans; $\pi\acute{\epsilon}\tau\eta$, bouclier (ventral). Types au Muséum de Paris (n.° 4062). Origine : Philadelphie (?).

1° Taille atteignant 55 mm. — 2° Pédoncule caudal long, contenu 3 fois $\frac{1}{2}$ dans la longueur (?). — 3° Corps très élancé. — 4° Épines dorsales très grêles, très pointues, non élargies à la base, sans dentelures. — 5° Épines ventrales dentelées au bord externe. — P. 11, D. IV-V/9, A. I/7-10.

N° 3. ***Apeltes millepunctatus* AYRES (1843).** Étymologie : *mille*, 1.000; *punctatus*, ponctué (coloration verdâtre avec des ponctuations noires). Origine : État du Connecticut (U. S.).

1° Taille atteignant 50 mm. — 2° Corps plus court que dans l'espèce précédente; hauteur contenue 4 fois $\frac{1}{2}$ dans la longueur (?) — 3° Pédoncule caudal plus court que dans l'espèce n° 2. — 4° Épines ventrales dentelées. — D. IV.

CUVIER et VALENCIENNES (1829) n'ont décrit qu'à regret leur espèce *Gasterosteus apeltes*. Cette espèce, disent-ils, « pourrait bien être celle que M. Mitchill a eue sous les yeux ».

Pour la plupart des ichthyologistes américains, dont EIGENMANN (1886), JORDAN et EVERMANN (1896), il n'y a qu'une seule espèce, qui doit être nommée par conséquent *Apeltes quadracus* MITCHILL. C'est aussi mon opinion, que je fonde sur l'examen de 36 exemplaires de New-York et de Boston qui appartiennent aux collections du Muséum de Paris. Les différences spécifiques invoquées rentrent dans les limites de la variation individuelle. Les types de l'espèce n° 2 semblent réaliser une forme **gracilis**, mais qui est reliée par des intermédiaires à la forme **brevis** des espèces n°s 1 et 3.

§ 3. **Systématique du genre *Spinachia*.** — Autrefois confondu comme tous les autres avec le genre *Gasterosteus*, le genre *Spinachia* en a été détaché par FLEMING (1828).

Synonymie :

Spinachia FLEMING, 1828.

< *Gasterosteus* LINNÉ, 1758.

= *Polyacanthus* SWAINSON, 1839.

= *Gastræa* SAUVAGE, 1874.

La systématique de ce genre est réduite à sa plus simple expression. Une seule espèce a été décrite, ce qui tient à la faible variabilité de ces poissons exclusivement marins.

L'espèce unique a reçu les noms suivants :

Gasterosteus spinachia LINNÉ (1758).

Spinachia vulgaris FLEMING (1828).

Polyacanthus spinachia SWAINSON (1838).

Gasterosteus marinus GRONOW (1854).

Gastræa spinachia SAUVAGE (1874).

Spinachia linnei MALM (1877).

Spinachia spinachia EIGENMANN (1886).

On a le choix entre deux noms :

Spinachia vulgaris FLEMING.

Spinachia spinachia (LINNÉ) EIGENMANN.

Le premier me semble préférable. Un nom spécifique devenant nom générique doit être remplacé par un autre terme. Il faut éviter, je crois, la répétition fâcheuse du même mot comme noms de genre et d'espèce.

§ 4. **Résumé de la systématique des Gastérostéidés.** — Cette famille contient 5 genres rigoureusement définis. Chacun d'eux ne contient qu'une seule espèce. Mais celle-ci est le plus souvent très polymorphe, c'est-à-dire que ses différents caractères varient, soit entre individus proches parents de la même localité, soit entre individus de localités différentes. Cependant les variations sont toujours continues, les extrêmes sont toujours reliés par une série d'intermédiaires, de telle sorte qu'il est impossible d'établir des coupes spécifiques. Tout au plus peut-on parler, dans certains cas, de *racés locales*. Le plus souvent même il n'y a que des *formes* mélangées d'une manière fortuite.

Famille des GASTEROSTEIDÆ

I. Sous-famille des *Gasterosteinae* :

Genre 1. **Gasterosteus** (LINNÉ) GILL, 1861.

Espèce *G. aculeatus* LINNÉ, 1758.

Genre 2. **Pygosteus** GILL, 1861.

Espèce *P. pungitius* LINNÉ, 1758.

Genre 3. **Eucalia** JORDAN, 1876.

Espèce *E. inconstans* KIRTLAND, 1840.

II. Sous-famille des *Apeltnæ* :

Genre 4. **Apeltes** GILL, 1861.

Espèce *A. quadracus* MITCHILL, 1815.

Genre 5. **Spinachia** FLEMING, 1828.

Espèce *S. vulgaris* FLEMING, 1828.

RÉSUMÉS DES CHAPITRES. CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les trois parties de ce travail se suivent dans un ordre logique et se complètent mutuellement. La première partie concerne la distribution géographique et la bionomie des Épinoches; la seconde a trait à leur variabilité; la troisième à leur classification.

Les Gastérostéidés comprennent 5 genres absolument distincts les uns des autres : *Gasterosteus*, *Pygosteus*, *Eucalia*, *Apeltes*, *Spinachia*. J'ai résumé dans l'Introduction leurs diagnoses et leurs affinités. Celles-ci les rapprochent nettement des Hémibranches et des Lophobranches. Par contre, les Épinoches n'ont aucun lien de parenté avec les Scombriformes, les Mugiliformes et les Scorpéniformes.

Quant à leurs rapports avec les Ganoïdes, ils sont ceux que présentent tous les Téléostéens avec ces poissons archaïques. Ils ne sont pas spécialement accentués et ne peuvent permettre de considérer les Épinoches comme se rattachant directement à tel ou tel Ganoïde actuel ou fossile. Les Gastérostéidés se présentent, en fait, comme une famille extrêmement évoluée dont les ancêtres sont inconnus.

Les genres de la famille étant nettement définis ont pu servir de base à l'étude de la distribution géographique, de la bionomie et de la variabilité des caractères. Je vais d'abord résumer les conclusions particulières aux différents chapitres. Ensuite j'émettrai quelques conclusions d'ordre général.

CHAPITRE I. — **Distribution géographique du genre *Gasterosteus*.** — J'ai fait une vaste enquête auprès de l'Administration des Eaux et Forêts et d'un grand nombre de personnes qualifiées. J'ai fait aussi l'étude critique de la plupart des Faunes locales. Voici les résultats de mes investigations :

1° Les Épinoches proprement dites (*Gasterosteus*) ne sont communes en France que dans une quarantaine de départements, représentant environ la moitié du territoire français. Les régions où elles abondent sont toujours des pays de plaines;

2° Les Épinoches font défaut en France aux régions montagneuses (Alpes, Pyrénées, Vosges) et aux pénéplaines (Massifs central, armoricain, ardennais). Les causes de cette absence des Épinoches sont la rapidité des cours d'eau et la rareté des plantes aquatiques;

3° Les Épinoches se rencontrent sur le littoral de plusieurs départements français dont les eaux douces en sont privées. Cela tient, vraisemblablement, à ce que les Épinoches se propagent par bandes le long des côtes;

4° Dans toute l'Europe se retrouvent les trois mêmes caractères de la distribution géographique : a) pullulation dans les plaines; b) absence des régions élevées; c) propagation le long des côtes;

5° L'existence d'Épinoches aux Féroë et en Islande, c'est-à-dire dans des îles qui sont à plusieurs centaines de kilomètres du continent, ne peut s'expliquer par une immigration actuelle. Les Épinoches sont en effet incapables d'accomplir en mer de grands voyages. Il en résulte que le peuplement de ces îles s'est effectué avant l'effondrement du continent Nordatlantique;

6° L'étude de la répartition des Épinoches sur les trois continents de l'hémisphère Nord conduit à leur attribuer comme limites extrêmes le 70° et le 35° de latitude. La limite méridionale

dionale coïncide avec la séparation des deux zones ichthyologiques Nord et Equatoriale établies par GÜNTHER (1880) pour l'ensemble des poissons d'eau douce. Elle suit également, à la surface du globe, la ligne des grands déserts.

CHAPITRE II. — **Bionomie du genre *Gasterosteus***. — Connaissant la distribution géographique des Épinoches, il importait de préciser les caractères de leurs différents habitats. Température et salinité, notamment, varient beaucoup des uns aux autres. J'ai consacré mon Chapitre II à élucider cette question et à définir le comportement des Épinoches dans les divers milieux où elles se trouvent.

1^o Les Épinoches sont *euryhalines*. Elles supportent, dans la nature, toutes les concentrations salines comprises entre 0 ‰ (eau douce) et 35 ‰ (eau marine). Expérimentalement, on leur a fait supporter sans dommage des concentrations encore plus fortes. Les fluctuations quotidiennes et saisonnières de la salinité, dans les lagunes littorales et les estuaires, leur sont également indifférentes dans une certaine limite. Enfin les Épinoches accomplissent de véritables migrations amphibiotiques, avec passage de l'eau douce à l'eau de mer et *vice versa* ;

2^o Les Épinoches sont *eurythermes* pour des raisons analogues aux précédentes. Elles vivent dans des milieux de températures très diverses et supportent des fluctuations assez considérables de la température en chaque lieu (1) ;

3^o Les Épinoches recherchent les eaux tranquilles et herbeuses. On peut donc parler à leur égard de *rhéotropisme négatif*. Dans un bassin fluviatile, elles habitent plutôt les affluents et sous-affluents, voire les moindres ruisselets, que la rivière principale ;

4^o Les Épinoches sont des poissons essentiellement carnivores et même cannibales ;

5^o L'époque de leur reproduction est influencée par la température. Le début de la maturité sexuelle est d'autant plus tardif que la Station considérée est plus septentrionale ;

6^o La proportion des sexes dans les diverses populations d'Épinoches est aussi fonction du milieu. Il naît à peu près autant de mâles que de femelles, comme c'est le cas chez la plupart des animaux y compris l'homme, mais les mâles sont plus sensibles au froid que les individus de l'autre sexe. Il en résulte que leur mortalité est plus considérable dans les Stations du Nord que dans celles du Sud. Le pourcentage *relatif* des mâles s'abaisse donc très vite dans les premières Stations et passe, par exemple, de 50 % à 15 %, tandis que celui des femelles croît en sens contraire. Le surnombre des femelles entraîne la polygamie ;

(1) Les Épinoches étant euryhalines et eurythermes sont tout particulièrement aptes au peuplement des *places vides* dans la nature. On conçoit qu'elles puissent immigrer dans les Stations les plus diverses. Les Épinoches des mares salées de Lorraine et celles qui vivent depuis peu dans la haute vallée du Rhône en sont des exemples.

Peut-on dire que les Épinoches d'eau douce sont *préadaptées* à la vie en eau saumâtre ? D'une manière générale, il faut se méfier du terme de *préadaptation* qui est empreint de finalisme. Voici comment la théorie de *préadaptation* est définie par CUÉNOT (1911) : « Il n'y a pas de lien causal entre une adaptation à un milieu déterminé et les conditions de ce milieu » pour la bonne raison que l'être est adapté à un nouveau milieu sans y avoir jamais vécu ; il y est *préadapté*, autrement dit *prédestiné*. Ainsi il y avait et il y a encore des êtres ayant une constitution appropriée à la vie abyssale ou à la vie en milieu souterrain... sans avoir jamais vécu ni dans les abysses, ni dans les cavernes. « Les adaptations nécessaires et suffisantes ont apparu indépendamment des milieux. » Le peuplement du globe s'est fait pas des espèces « étant par hasard adéquates » aux conditions des places vides. On voit que la théorie de *préadaptation* n'explique rien ; elle se réduit à constater *a posteriori* le plus ou moins d'aptitude des êtres vivants à vivre dans tel ou tel milieu.

La question reste donc posée : pourquoi les Épinoches sont-elles euryhalines et eurythermes ? Il est possible qu'elles aient hérité ces avantages d'ancêtres ayant vécu dans des lagunes littorales soumises à d'importantes et fréquentes fluctuations de concentration saline et de température.

7° Le nombre et la grosseur des œufs ne dépendent pas des conditions ambiantes. Le cas des Épinoches est donc tout à fait différent de celui des *Palæmonetes varians* étudiés par GIARD (1889);

8° La taille moyenne des femelles adultes est toujours supérieure de plusieurs millimètres à celle des mâles du même âge. En outre la taille des femelles est plus variable que celle des mâles. Les femelles ont une croissance plus irrégulière;

9° On a beaucoup discuté sur la *durée de la vie des Épinoches*. Certains auteurs attribuent à ces poissons une existence très courte de une ou deux années : ce seraient les « éphémères des poissons ». D'autres auteurs, au contraire, citent des cas d'Épinoches ayant vécu 3 ou 4 ans en aquarium. Il faut noter qu'un aquarium ne réalise jamais les conditions exactes de l'état de nature.

J'ai abordé l'étude du cycle vital des Épinoches par une toute autre méthode. Mes observations ont eu lieu en pleine nature, dans un certain nombre de localités où les Épinoches sont abondantes. J'ai suivi des populations saison par saison. Enfin l'étude statistique de la taille de milliers d'individus m'a permis d'aboutir aux conclusions suivantes :

Le peuplement d'Épinoches de la plupart des Stations contient toujours une seule ou deux générations, jamais plus. Donc les Épinoches ne vivent que deux ans (plus exactement 14 à 18 mois). Leur *âge épidosique* est de deux étés ou périodes de croissance séparées par un hiver ou période de vie ralentie.

Nées, par exemple, au mois de mai, les Épinoches acquièrent une taille moyenne de 15 mm. en juin, de 25 mm. en juillet, de 30 mm. en août, de 35 mm. en septembre, et ainsi de suite. Elles deviennent adultes au printemps suivant, avec une longueur moyenne de 50 mm. Enfin elles se reproduisent en mai et meurent à la fin de l'été ou au commencement de l'automne.

Dans certaines Stations, cependant, leur vie a une plus longue durée. Il se peut que des jeunes issus de pontes tardives ne puissent devenir adultes au printemps suivant et que le cycle vital de telles Épinoches exige trois années. Il se peut aussi que des individus particulièrement résistants survivent à une première ponte. L'absence d'écailles ne permet pas de se faire une opinion précise à cet égard.

CHAPITRE III. — *Distribution géographique et bionomie des genres Pygosteus, Eucalia, Apeltes et Spinachia.*

1° L'enquête que j'ai poursuivie sur la distribution géographique des Épinochettes (*Pygosteus*) révèle que ces poissons s'étendent moins loin vers le Sud que les véritables Épinoches (*Gasterosteus*). Elles sont localisées dans la moitié Nord de la France. Il en est de même pour toute l'Europe, pour l'Asie et pour l'Amérique. La limite méridionale des *Pygosteus* suit approximativement le 45° de latitude Nord. Donc les Épinochettes sont moins eurythermes que les Épinoches. Elles sont aussi euryhalines à un moindre degré. Par contre, ce qu'on est convenu d'appeler leur rhéotropisme négatif, offre les mêmes caractères que celui des Épinoches;

2° Les deux genres *Gasterosteus* et *Pygosteus* sont ubiquistes, c'est-à-dire répartis sur de vastes territoires appartenant à plusieurs continents de l'hémisphère boréal. En outre, dans ce domaine immense, ils fréquentent à la fois les eaux douces et les eaux saumâtres. Il n'est pas de même pour les autres Gastérostéidés;

3° Le genre *Eucalia* est spécial aux eaux douces de l'Amérique du Nord;

4° Les genres *Apeltes* et *Spinachia* sont constitués par des Épinoches essentiellement

marines. On ne les rencontre jamais en eau douce. Dans la mer Baltique, l'extension des *Spinachia* est limitée à peu près exactement par la courbe isohaline de 5 ‰;

5° Sur les côtes d'Europe, le genre *Spinachia* est étendu entre le 71° et le 45° de latitude Nord. En Amérique, sur l'autre rive de l'océan Atlantique, le genre *Apeltes* a pour limites extrêmes le 45° et le 39° de latitude septentrionale. Est-ce à dire que les deux sortes de poissons recherchent des conditions thermiques différentes? J'ai démontré qu'il n'en est rien. En Europe comme en Amérique, l'habitat des Épinoches de mer est limité par les isothermes annuels de surface de 4° et de 14° C.;

6° On peut classer les cinq genres de la famille d'après l'étendue de leur habitat et la variété des conditions de vie qui leur sont offertes. Le genre *Gasterosteus*, qui appartient aux eaux douces, saumâtres et marines de quatre continents, entre le 71° et le 35° de latitude Nord, vient en tête. Ensuite se place le genre *Pygosteus* qui est également ubiquiste mais ne dépasse guère vers le Sud le 45° parallèle. Le genre *Eucalia*, propre aux eaux douces des États-Unis et du Canada, occupe le troisième rang. Enfin les genres *Apeltes* et *Spinachia*, exclusivement marins, terminent la série.

L'ordre ainsi obtenu (*Gasterosteus* — *Pygosteus* — *Eucalia* — *Apeltes* et *Spinachia*) est également celui de la variabilité décroissante. On a décrit en effet 42 espèces et variétés de *Gasterosteus*, 19 de *Pygosteus*, 4 d'*Eucalia*, 3 d'*Apeltes* et une seulement de *Spinachia*.

L'étude de la variabilité des Épinoches fait l'objet des Chapitres suivants.

CHAPITRE IV. — **Variabilité des Epinoches. Exposé sommaire de la méthode biométrique.** — Les caractères employés pour la distinction des espèces d'Épinoches sont de quatre sortes : 1° caractères *numériques* (Ex. : nombre de vertèbres); 2° caractères *métriques* ou mesurables (Ex. : longueur du corps); 3° caractères *morphologiques* (Ex. : dentelures des épines); 4° caractères *chromatiques*.

Or ces caractères ne sont point fixes mais variables. Ils sont sujets à des *mutations* et à des *fluctuations*. D'autre part il existe des différences tenant à l'âge des individus ou aux saisons (variations *chronologiques*), au sexe (variations *sexuelles*) et à l'habitat (variations *géographiques*). On n'a pas assez tenu compte jusqu'ici de toutes ces variations. Il en résulte que la systématique des Épinoches est fondée sur des bases incertaines. On s'est privé en outre du moyen de projeter la lumière sur plusieurs questions encore obscures, telles que le dimorphisme sexuel, l'adaptation au milieu, les affinités des diverses espèces et des genres qui composent la famille des Gastérostéidés.

La seule méthode scientifique pour étudier la variabilité des caractères est la méthode des grands nombres, dite *méthode statistique* ou *biométrique*. Elle repose sur le calcul des probabilités. Malheureusement il n'existe aucun ouvrage élémentaire et de langue française qui mette cette méthode à la portée des naturalistes de notre pays. J'ai cru devoir combler cette lacune en rédigeant un exposé sommaire des définitions, des principes et des formules qui m'ont été d'un usage constant au cours de mes recherches.

CHAPITRE V. — **Etude de la variabilité des caractères numériques.** — Parmi ces caractères, les seuls qui soient très variables et méritent d'être étudiés sont 1° le nombre des plaques latérales; 2° le nombre des épines dorsales; 3° le nombre des rayons dorsaux et anaux; 4° le nombre des vertèbres.

A) *Plaques latérales.* — Les Épinoches peuvent revêtir 4 formes, suivant que leurs plaques latérales sont étendues dans toute la longueur de leur corps (forme **trachura**), localisées dans les régions antérieure et caudale (forme **semiarmata**), localisées dans la région antérieure seule (forme **gymnura**), ou complètement absentes (forme **hologymna**).

Plusieurs de ces formes peuvent être mêlées dans la même population.

D'autres fois les adultes sont tous, uniformément, de la forme **trachura**, tandis que les jeunes appartiennent aux autres formes.

Enfin une Épinoche **trachura** passe successivement, dans sa jeunesse, par les formes **hologymna**, **gymnura** et **semiarmata**. Ce sont par conséquent des étapes de l'ontogénèse.

La forme **trachura** est la forme complète, achevée, définitive. Les autres, quand elles se présentent chez les adultes, doivent être considérées comme provenant d'arrêts de développement.

La cause de ces arrêts de développement est parfois connue. Une étape ontogénétique — par exemple le passage de la forme **gymnura** à la forme **semiarmata** — ne peut être franchie que dans des conditions déterminées de température et de salinité. Il y a analogie entre ce phénomène et celui de la transformation du soufre octaédrique en soufre prismatique. La forme **hologymna** n'est stable qu'entre le 34° et le 44° de latitude Nord. La forme **semiarmata** ne se réalise, en eau saumâtre, qu'à partir du 46° N. Enfin la forme **trachura** n'est possible qu'au-dessus de la latitude de 48° N. et dans la zone littorale. Autrement dit, les formes **hologymna**, **gymnura**, **semiarmata** et **trachura** apparaissent dans cet ordre quand on s'élève en latitude et que se trouvent réalisées des concentrations salines favorables. Voir à ce sujet les figures 49 (p. 106) et 61 (p. 119).

J'ai ensuite comparé la valeur moyenne du nombre des plaques dans une quarantaine de Stations dont je possédais en tout près de 9.000 Épinoches. Mises à part quelques irrégularités sans grande importance, il ressort de mon étude que le nombre des pièces latérales est en raison inverse de la température et en raison directe de la salinité. J'attache beaucoup d'importance aux Stations dites *associées*. J'appelle ainsi deux Stations voisines l'une de l'autre, dont les populations d'Épinoches ont eu vraisemblablement la même origine, mais qui diffèrent par leur salinité. Le nombre des plaques s'est toujours montré plus considérable dans la Station de plus forte salinité que dans l'autre.

Les observations de FLORENTIN (1899) sur les Épinoches des mares salées de Lorraine ont ensuite retenu mon attention. FLORENTIN n'a mentionné que quelques cas d'adaptation par accroissement du nombre des plaques. Je le soupçonne d'avoir eu sous les yeux des individus aberrants et par suite sans intérêt.

B) *Épines dorsales*. — J'ai eu peu de choses à ajouter à un remarquable travail de HEINCKE paru en 1889. Le nombre des épines est normalement de 3 dans le genre *Gasterosteus*. Parfois cependant existe une quatrième épine (forme **tetracantha**). Mais cette épine surnuméraire n'a pas toujours la même situation ni la même valeur morphologique et ne peut permettre de définir une espèce particulière. De même les Épinoches à 2 épines (forme **biarmata**) que j'ai décrites de Velleron ne constituent pas un type spécifique. Épinoches à 2 et à 4 épines sont toujours très rares et résultent de mutations.

Le cas des genres *Pygosteus* et *Spinachia* est un peu différent. Chez eux, le nombre élevé des épines dorsales est un véritable caractère fluctuant.

C) *Rayons des nageoires. Vertèbres*. — La variabilité de ces caractères est plus faible et moins intéressante que celle des plaques et des épines. Cependant le nombre moyen des vertèbres est en général plus élevé dans le Nord que dans le Sud et en eau salée qu'en eau douce. Il varie par conséquent dans le même sens que le nombre des plaques.

CHAPITRE VI. — *Etude de la variabilité des caractères métriques, morphologiques et chromatiques*. — Je me suis limité aux caractères suivants : 1° proportions des diverses parties du corps ; 2° longueur et dentelures des épines ; 3° coloration.

Pas plus que les caractères numériques, ceux-ci ne sont fixes et ne permettent de définir des espèces. Les Épinoches sont essentiellement polymorphes et polychromes. BLANCHARD (1866) et SAUVAGE (1874), pour ne citer que ces deux ichthyologistes, ont eu le plus grand tort d'employer en systématique des caractères dont ils ne connaissaient pas le degré de variabilité. Leurs types spécifiques consistent en exemplaires choisis arbitrairement dans un envoi ou capturés d'une manière fortuite.

Au contraire les « formes » que j'ai été conduit à distinguer d'après le nombre des plaques latérales, les proportions des diverses parties du corps, le nombre, la longueur et les dentelures des épines sont des aspects que peut revêtir n'importe quelle Épinoche, dans des conditions cependant déterminées de température et de concentration saline. Ce ne sont pas des espèces ni même des races locales. Pour qu'aucune confusion ne soit possible avec les noms spécifiques utilisés par mes prédécesseurs, j'ai donné à ces « formes » des qualificatifs à désinence féminine : formes **trachura**, **semiarmata**, **gymnura**, **hologymna**, **teraculeata**, **tetracantha**, **biarmata**, **brachycentra**, **dolichocentra**, etc. Deux Épinoches proches parentes, pêchées dans le même lieu, peuvent offrir des combinaisons différentes de « formes ». L'une sera notée, par exemple, **trachura-teraculeata-dolichocentra**, tandis que l'autre sera **gymnura-tetracantha-brachycentra**. Autrement dit la première sera complètement cuirassée et pourvue de trois longues épines dorsales ; la seconde, au contraire, n'aura de plaques que dans la région antérieure de ses flancs mais possédera quatre courtes épines.

J'ai été amené à définir le *dimorphisme sexuel* des Épinoches et à comparer chacun des sexes à la forme jeune. Mâles et femelles présentent une égale quantité de caractères juvéniles. L'un des sexes n'est donc pas plus évolué que l'autre. Cela tient peut-être à ce qu'ils prennent également part à la reproduction : la femelle en produisant de gros œufs riches en vitellus ; le mâle en construisant un nid, dont il agglutine les matériaux avec une sécrétion visqueuse de ses reins.

Le Chapitre VI se termine par quelques hypothèses sur les affinités et la descendance des cinq genres de Gastérostéidés. Le genre *Pygosteus*, lorsqu'il réalise les formes **trachura-gracilis**, paraît être le plus rapproché de la souche des Épinoches.

CHAPITRES VII, VIII ET IX. — *Systématique*. — Ces trois derniers Chapitres ont pour base l'étude de la variabilité qui a été faite dans les précédents. A la lumière des connaissances acquises sur ce sujet, il m'a été possible de faire la critique des 69 espèces décrites depuis LINNÉ. J'ai montré qu'elles reposent en réalité sur des différences individuelles dont il n'y a pas lieu de tenir compte en systématique. Ainsi la famille des Gastérostéidés comprend 5 genres réduits chacun à une seule espèce.

Mon travail aboutit, en définitive, à deux conclusions d'ordre général mais de natures différentes. L'une a trait à la biologie et la seconde à la systématique.

1° Les Épinoches, êtres essentiellement polymorphes et malléables, présentent une variabilité fort grande. Plusieurs facteurs contribuent à les modifier. En toute première ligne se placent le *sexe*, l'*âge* et l'*habitat*. Celui-ci, à son tour, a pour facteurs principaux la *température* et la *salinité*. D'autres facteurs sont moins apparents, bien qu'ils manifestent leur action en déterminant des *fluctuations* ou *variations individuelles*. Les formes très diverses des Épinoches de chaque genre doivent être considérées comme des *formes d'équilibre* correspondant à chaque milieu et résultant des réactions physico-chimiques de l'être et du milieu dans lequel il vit ;

2° La systématique, telle qu'elle est conçue actuellement, repose en général sur une

conception fausse. Un « type » spécifique est le plus souvent un individu choisi arbitrairement ou obtenu fortuitement. Ce peut être un individu aberrant, monstrueux, parfois très éloigné du type moyen de la population à laquelle il appartient. La seule méthode à utiliser en systématique est la *méthode biométrique*, ou méthode des grands nombres. Il faut comparer des milliers d'exemplaires afin de savoir dans quelle mesure et comment ils varient.

Quand cela n'est pas possible — et je reconnais que c'est le cas général — il ne faut créer de nouvelles espèces qu'en cas d'absolue nécessité. Le systématicien doit douter sans cesse de la valeur des espèces ou des variétés qu'il a dénommées. Il ne doit avoir qu'un but : les supprimer dès qu'une étude biométrique lui en fournira l'occasion. Toute espèce fondée sur l'observation de quelques individus est toujours provisoire.

Ce que je pense des espèces ne s'applique pas aux genres dans la même mesure. Un genre doit reposer en effet sur des caractères tellement importants qu'ils soient à peine variables et très distincts de ceux des autres genres. Il en résulte qu'il y a moins de raison de douter d'un genre que d'une espèce. Celui qui crée un genre nouveau a observé d'ordinaire un caractère vraiment neuf. C'est ainsi que M. ROULE et moi avons été conduits récemment, bien que ne possédant qu'un petit nombre d'exemplaires, à faire deux nouvelles coupes génériques (genres *Platuronides* et *Avocettinops*) parmi les poissons apodes de la famille des Némichthyés (1).

Achevé le 20 janvier 1925.

L. B.

(1) *Bulletin du Muséum de Paris*, 1924, p. 64-67.

DONNÉES NUMÉRIQUES

- J. Jeunes.
A. Adultes.
n. Nombre d'individus (de flancs en ce qui concerne les plaques latérales).
m Moyenne.
m(t) Moyenne spéciale des Épinoches **trachura**.
m(g) Moyenne spéciale des Épinoches **gymnura**.
 σ Indice de variabilité.
Fl. Fluctuation probable de la moyenne.
-

Tableau I

NOMBRE de PLAQUES LATÉRALES	NORVÈGE		DANEMARK			
	1		3		5	
	DROBAK		ENTRÉE DE ROSKILDE FJORD		KJELDS NOR	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
36		1				2
35	6	10		9		4
34	41	54	9	47	4	15
33	102	189	42	173	16	57
32	53	121 . 3	38 . 1	132	25 . 1	110
31	14	13 . 7	8 . 1	21 . 1	9 . 5	40 . 3
30	2	3		3 . 4	3 . 2	12 . 4
29	1		1	4	1 . 1	1 . 8
28	1	1		1	3	7
27	1	1				10
26				1	1	2
25	1			6	3	3
24				6		5
23				1		2
22	1					1
21				1		
20			1	1		
19	2	3		5		
18	1	1	3	2		
17		1		1		
16	1			3		1
15	2	1		13		1
14				10		1
13				8		
12				12	1 . 1	1
11				17	1 . 2	2 . 2
10				11	1	1 . 5
9				9		12
8			2	9 . 14	1	1 . 17
7	2		2	18	3	12
6				6		5
5				1		
n	216—13—2	388—21—0	97—7—4	385—126 39	58—18—8	241—52—55
m (t)	32,87	32,82	32,53	32,69	32,10	32,17
σ	$\pm 0,89$	$\pm 0,82$	$\pm 0,77$	$\pm 0,87$	$\pm 1,03$	$\pm 1,06$
Fl.	$\pm 0,20$	$\pm 0,14$	$\pm 0,26$	$\pm 0,15$	$\pm 0,45$	$\pm 0,23$

Tableau II

NOMBRE de PLAQUES LATÉRALES	SUÈDE			DANEMARK		
	2			4		
	KARLSHAM			FOND DE ROSKILDE FJORD		
	♂	♀	J.	♂	♀	J.
35				3	2	
34	4	6	3	11	17	
33	18	60	18	89	221	13
32	30 . 2	41	27	135	462 . 4	33
31	11 . 2	14	8 . 5	25	105 . 2	5
30	1 . 5	4 . 4	1 . 3	1	11 2	3
29	1 . 4	5	2	1	4	
28	5	13	3	1	1	
27	2	5	3			
26	3	4	4			1
25	1	14	5			1
24	5	16	8			2
23	5	11	5			
22	7	17	2			
21	4	16	4		1	1
20	9	15	8			2
19	4	19	4			5
18	9	15	6			6
17	5	10	4			5
16	10	17	6			6
15	2	23	2			12
14	6	7	3	1		13
13	5	7	2		2	14
12	6	8	4	1	1	17
11	4	6	2			31
10		4	1		1	22 . 2
9	2	1	1			9 . 4
8			1			2 . 21
7		1			1	31
6	1	1				22
5						3
4						1
n	65—107—2	125—237—2	57—88—1	263—5—0	818—18—4	54—149—84
m (t)	32,15	32,40	32,24	32,36	32,16	32,03
σ	$\pm 0,93$	$\pm 0,87$	$\pm 0,82$	$\pm 0,76$	$\pm 0,73$	$\pm 0,74$
Fl.	$\pm 0,39$	$\pm 0,26$	$\pm 0,37$	$\pm 0,16$	$\pm 0,08$	$\pm 0,35$

Tableau III

NOMBRE de PLAQUES LATÉRALES	BELGIQUE			13	21	22	
	6		OSTENDE	St-VAAST- LA- HOUGUE (1)	SANTEC (1)	BAIE DU MONT-St-MICHEL	
	PORT D'OSTENDE		Boulenger (1893)			St-MICHEL	
	♂	♀				♂	♀
35						1	1
34				1		12	9
33	1	6		1		78	80
32	3	9	1	8		125	97
31	5	6	1	10 . 1	1	24	25
30	3	1	5	5	2	1	4
29	1		15	1	1	2	
28	3		15	1	1		2
27	2		1	1			1
26		1	2	3	5		
25	1	2	4	1			
24	2	1	6	1	2		
23	3	2	4				
22	1	2	3				
21	2	2	5				
20	3		9				
19	2		3				
18	2		8	1			
17	2		3	1			
16	1		6				
15	2		1				
14	1						
13		1	2				
12		2	1 . 2				
11	2		2				
10	1		2 . 4				
9	1		1				
8	1	1		2			
7	1	2	8	22			
6		4	12	14	4		
5		2	2	6	56		
4			2	4	121		
3					25		
2					2		
n	12—34—4	22—16—2	37—62—31	20—16—48	3—9—208	243	219
m (t)	31,17	31,91	28,86	6,75	4,17	32,30	32,25
σ	0,90	0,85	0,93	1,27	0,69	$\pm 0,81$	$\pm 0,98$
Fl.	— 0,87	— 0,61	— 0,51	— 0,62	— 0,16	$\pm 0,18$	$\pm 0,22$

(1) Pour ces Stations, la moyenne calculée est m (g).

Tableau IV

NOMBRE de plaques latérales	11 MARCOING	16 MONTERMEIL (A.)	17 DIEUZE	18 CHATEAU-SALINS	19 VERSAILLES (J.)	20 ROSCOFF				23 COLMAR	35 SAINT-LAURENT- DE-LA-PRÉE (J.)
						SEPTEMBRE 1920 (J.)	AOUT 1921 (J.)	MAI 1924 (A.)	AOUT 1924 (J.)		
17											1
16		1						1	(1)		1
15								1			
14								1			
13								1			
12								1			
11	1					1	1	3	3		
10	2	1				2	2	7	7	1	
9	3	2				4	4	6	10		
8	3	3	6	1		14	18	13	20	7	5
7	29	67	16	14	11	4	1	4	21	84	105
6	74	82	59	43	121	5	1	1	11	211	147
5	79	46	52	25	63	36	140	50	2	110	79
4	46	24	17	1	5	31	284	68	262	24	14
3	3	8	2			13	114	13	101	1	2
2						4	20	4	17		
n	240	2-250	152	84	200	12-82	40-560	38-150	74-551	438	2-352
m (g)	5.49	6.00	5.57	5.87	5.69	4.28	3.98	4.42	4.09	5.86	6.00
σ	± 1.21	± 1.28	± 0.99	± 0.65	± 0.61	± 0.79	± 0.78	± 0.94	± 0.83	± 0.87	± 0.89
Fl.	± 0.26	± 0.27	± 0.27	± 0.24	± 0.14	± 0.29	± 0.41	± 0.26	± 0.05	± 0.14	± 0.16

(1) Il faut ajouter 2 flancs à 26 plaques (*Semiarmata*).

Tableau V

NOMBRE de plaques latérales	29 MACHECOUL	SUISSE			36 ENNEZAT			41 VELLERON
		BALE Fatio (1882)	33 SIERRE		JUILLET 1923	MAI 1924		
			♂	♀		♂	♀	
10	(1)							
9				4	1			
8	4	8	39	37				
7	40	10	211	185	1	2	1	
6	85	46	115	145	25	15	14	1
5	46	14	26	47	131	89	99	23
4	12	2	1	8	156	54	76	120
3	1				36	20	27	191
2					7	2	3	147
1					1			67
0								49
n	188	80	392	426	358	182	220	598
m	5.86	6.10	6.67	6.49	4.38	4.55	4.44	2.57
σ	± 0.91	± 0.89	± 0.75	± 0.90	0.89	± 0.96	± 0.84	± 1.27
Fl.	0.22	± 0.34	± 0.13	± 0.15	0.16	± 0.11	± 0.19	± 0.17

NOMBRE de plaques latérales	37 ANGOULÈME		38 VALENCE		40 LE TEICH			42 PALAVAS
					AOÛT 1923 (J)	MAI 1924		
	♂	♀	♂	♀		♂	♀	
10				2				
9							1	
8						7	1	
7	3	8		2	9	46	29	
6	88	100	22	11	225	71	70	27
5	19	32	142	91	363	57	99	131
4	2	6	45	55	199	7	29	243
3		2	1	2	4		3	70
2				1				21
1								2
0								
n	112	148	210	164	800	188	232	494
m	5.82	5.72	4.88	4.77	5.04	5.88	5.43	4.13
σ	± 0.49	± 0.69	± 0.57	± 0.90	± 0.77	± 0.92	± 0.95	± 0.90
Fl.	± 0.15	± 0.19	± 0.13	± 0.24	± 0.09	± 0.22	± 0.21	± 0.14

(1) Il faut ajouter un flanc à 11 et un flanc à 13 plaques (*Semiarmata*).

Tableau VI

NOMBRE de plaques latérales	ITALIE						45 MAISON-CARRÉE (Alger) (J)
	MODÈNE Bonizzi (1869)	FLORENCE LUNEL (1881)	43 GENZANO (Rome)		44 SARNO (Naples)		
			♂	♀	♂	♀	
6	5			1		1	
5	63	12	7	6	6	14	
4	67	40	37	29	95	127	8
3	3	41	21	19	66	244	33
2		1	7	9	7	102	65
1			1		3	18	9
0			1		1	2	6
n	138	94	74	64	178	508	121
m	4.51	3.67	3.53	3.55	3.51	3.03	2.23
σ	± 0.60	± 0.78	± 0.93	± 0.98	± 0.75	± 0.87	± 0.87
Fl.	± 0.17	± 0.27	± 0.36	± 0.41	± 0.19	± 0.13	± 0.27

Tableau VII

NOMBRE DE RAYONS DORSAUX	43 GENZANO (Rome)		44 SARNO (Naples)		45 MAISON-CARRÉE (Alger)
	♂	♀	♂	♀	
14	2	2			
13	18	19	16	18	6
12	16	10	39	129	35
11	1	1	32	92	18
10			2	12	1
9				2	
n	37	32	89	253	60
m	12.57	12.69	11.77	11.59	11.77
σ	± 0.64	± 0.63	± 0.76	± 0.83	± 0.60
Fl.	± 0.35	± 0.37	± 0.27	± 0.17	± 0.26

Tableau VIII

NOMBRE DE RAYONS ANAUX	43 GENZANO (Rome)		44 SARNO (Naples)		45 MAISON-CARRÉE (Alger)
	♂	♀	♂	♀	
13		1			
12		1			
11	5	1	1	3	2
10	22	13	28	34	21
9	9	13	48	128	27
8	1	2	12	84	10
7		1		4	
6				1	
n	37	32	89	254	60
m	9.86	9.56	9.20	8.78	9.25
σ	± 0.62	± 1.09	± 0.67	± 0.75	± 0.59
Fl.	± 0.34	± 0.64	± 0.24	± 0.15	± 0.33

Tableau IX

NOMBRE de rayons dorsaux	1 DROBAK		2 KARLSHAM		3 ENTRÉE DE ROSKILDE FJORD		4 FOND DE ROSKILDE FJORD			5 KJELDS NOR	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	J.	♂	♀	♂	♀
14	3	3				2	7	10	9	4	4
13	27	39	41	17	5	22	64	66	144	46	53
12	62	116	53	87	24	128	56	52	220	49	88
11	22	47	28	78	21	104	47	7	45	3	27
10	2	2	3	43	4	18					
9				1		1			2		2
n	116	207	95	196	54	275	444	135	420	42	174
m	12.06	11.91	11.39	11.54	11.56	11.58	11.34	11.58	11.31	11.50	11.17
σ	± 0.77	± 0.71	± 0.57	± 0.88	± 0.82	± 0.77	± 0.76	± 0.70	± 0.69	± 0.76	± 0.75
Fl.	± 0.24	± 0.17	± 0.20	± 0.21	± 0.38	± 0.16	± 0.21	± 0.20	± 0.11	± 0.39	± 0.19

NOMBRE de rayons dorsaux	6 PORT D'OSTENDE		8 LOUVAIN		9 LOUVAIN		11 MARGING		13 SAINT-VAAST- LA HOUE		16 MONTERMEIL		17 DIEUZE		18 CHATEAU-SALINS		19 VERSAILLES		22 BAIE DU MONT SAINT-MICHEL	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
14	1						4		1		1		7		9		1		1	
13	10						66		42		42		38		25		37		7	
12	24		6		5		44		24		51		27		8		56		64	
11			20		25		5		4		45		3				6		47	
10	9		5		10		1		1		1		1						3	
9																				
n	44	31			40		120		42		110		76		42		100		422	
m	11.07	11.03			10.87		11.56		11.19		11.24		11.62		12.02		11.33		11.63	
σ	± 0.72	± 0.59			± 0.60		± 0.67		± 0.75		± 0.99		± 0.76		± 0.64		± 0.60		± 0.65	
Fl.	± 0.37	± 0.36			± 0.32		± 0.21		± 0.39		± 0.31		± 0.29		± 0.33		± 0.20		± 0.20	

Tableau X

NOMBRE de rayons dorsaux	20 ROSCOFF						21 SANTEC	23 COLMAR	29 MACHECOUL	33 SIERRE		35 SAINT-LAURENT- DE-LA PRÉE	36 ENNEZAT JUILLET 1923				
	Août 1921		Mai 1924		Août 1924					♂	♀						
	7	4	18	113	1												
14							9		11	17	1	2					
13							46		61	123	19	24					
12							53		22	53	107	97					
11							4		1	3	82	51					
10											4	3					
9												1					
8																	
n							104		95	196	213	176					
m							11.41		11.86	11.79	11.68	11.80					
σ							± 0.57		± 0.61	± 0.76	± 0.68	± 0.71					
Fl.							± 0.19		± 0.21	± 0.18	± 0.16	± 0.18					
NOMBRE de rayons dorsaux	36 ENNEZAT (Mai 1924)		37 ANGOULÊME		38 VALENCE		40 LE TEICH		41 VELLERON	42 PALAVAS							
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	J.	♂			♀						
14	12	1	2	3	1	16	12	8	21	14							
13	51	16	30	32	46	182	35	56	137	121							
12	27	56	20	36	177	46	41	46	125	87							
11		30				8	6	6	14	12							
10	1	6	4	3	23	1	2		2	4							
9		1															
n	91	110	56	74	400	83	94	116	299	238							
m	11.81	11.76	11.53	11.47	11.47	11.23	11.56	11.56	11.54	11.54							
σ	± 0.66	± 0.83	± 0.68	± 0.64	± 0.69	± 0.64	± 0.79	± 0.70	± 0.72	± 0.75							
Fl.	± 0.23	± 0.27	± 0.31	± 0.25	± 0.12	± 0.23	± 0.27	± 0.22	± 0.14	± 0.16							

Tableau XI

NOMBRE de rayons aux	1 DROBAK		2 KARLSHAM		3 ENTRÉE DE ROSKILDE FJORD		4 FOND DE ROSKILDE FJORD			5 KJELDS NOR	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	J.	♂	♀	♂	♀
13		1									
12		1									
11		2				1					
10	1	29	5	6	7	25	41	15	41	3	2
9	63	109	38	67	27	130	73	71	159	22	39
8	22	58	49	106	17	109	56	44	229	45	94
7	1	7	3	19	2	10	5	3	49	2	35
6					1				2		2
n	115	207	95	198	54	275	145	133	420	42	172
m	9,05	8,85	8,47	8,30	8,69	8,56	8,62	8,74	8,38	8,62	8,02
σ	$\pm 0,71$	$\pm 0,83$	$\pm 0,65$	$\pm 0,68$	$\pm 0,78$	$\pm 0,67$	$\pm 0,68$	$\pm 0,65$	$\pm 0,64$	$\pm 0,69$	$\pm 0,72$
Fl.	$\pm 0,22$	$\pm 0,83$	$\pm 0,22$	$\pm 0,46$	$\pm 0,35$	$\pm 0,14$	$\pm 0,19$	$\pm 0,19$	$\pm 0,10$	$\pm 0,36$	$\pm 0,18$
NOMBRE de rayons aux	6 PORT D'OSTENDE	8 LOUVAIN	9 LOUVAIN	11 MARCOING	13 SAINT-VAAST- LA-HOUE	16 MONTERMEIL	17 DIEUZE	18 CHATEAU-SALINS	19 VERSAILLES	22 BAIE DU MONT SAINT-MICHEL	
										♂	♀
11							1				
10	3		1		2	3	5	7	6	2	6
9	12	9	10	39	20	33	36	18	41	8	37
8	26	49	27	69	17	61	29	17	47	66	58
7	2	3	2	12	3	13	4		6	44	9
6	1						1			2	
n	44	31	40	120	42	110	76	42	100	122	110
m	8,32	8,19	8,25	8,22	8,50	8,24	8,56	8,76	8,47	8,71	8,36
σ	$\pm 0,76$	$\pm 0,59$	0,63	0,61	$\pm 0,70$	$\pm 0,69$	$\pm 0,80$	$\pm 0,58$	$\pm 0,70$	$\pm 0,69$	$\pm 0,71$
Fl.	$\pm 0,39$	$\pm 0,35$	$\pm 0,34$	$\pm 0,19$	$\pm 0,36$	$\pm 0,22$	$\pm 0,31$	$\pm 0,30$	$\pm 0,23$	$\pm 0,21$	$\pm 0,23$

Tableau XII

NOMBRE de rayons aux	20 ROSCOFF					21 SANTEC	23 COLMAR	29 MACHECOUL	33 SIERRE		35 SAINT-LAURENT- DE-LA-PRÉE	36 ENNEZAT
	Août 1921								♂	♀		
	Mai 1924											
	Août 1925											
11					1			2			5	
10	27	11			29	9		41	7	33	37	
9	163	46			148	55	33	64	90	90	103	
8	90	34			123	43	144	17	96	110	51	
7	7	3			11	3	41	1	3	7	6	
6							1				1	
n	287	94	312			110	219	95	496	213	476	203
m	8,73	8,69	8,63			8,64	7,95	8,96	8,51	8,45	8,87	8,91
σ	± 0,65	± 0,72	± 0,71			± 0,67	± 0,59	± 0,65	± 0,59	± 0,61	± 0,71	± 0,83
Fl.	± 0,13	± 0,25	± 0,14			± 0,21	± 0,14	± 0,22	± 0,14	± 0,14	± 0,18	± 0,20
NOMBRE de rayons aux	36 ENNEZAT (Mai 1924)		37 ANGOULÈME		38 VALENCE		40 LE TEICH			41 VELLERON	42 PALAVAS	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	J.	♂	♀			
11	1							2			19	
10	19	1	8	8	2			53	20	16	7	
9	50	58	35	35	44	22		224	55	60	102	122
8	20	30	12	28	55	46		416	19	38	155	88
7	1	5	1	3	4	13		5		2	33	9
6											2	
n	91	110	56	74	105	83		400	94	116	299	238
m	8,99	8,80	8,89	8,65	8,42	8,16		8,83	9,01	8,63	8,26	8,63
σ	± 0,72	± 0,77	± 0,65	± 0,72	± 0,63	± 0,70		± 0,67	± 0,64	± 0,70	± 0,71	± 0,67
Fl.	± 0,25	± 0,25	± 0,29	± 0,28	± 0,21	± 0,26		± 0,11	± 0,22	± 0,22	± 0,14	± 0,15

Tableau XIII

Nombre de vertèbres	I DROBAK		2 KARLSHAM		3 ENTRÉE DE ROSKILDE FJORD		4 FOND DE ROSKILDE FJORD			5 KJELDS NOR	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	J.	♂	♀	♂	♀
33	11	1			3	14				3	4
32	22	22	3	6	27	115	21	29	23	20	47
31	51	115	32	62	23	99	63	68	69	14	41
30	28	51	37	31	1	7	46	3	8		
29	4	3	3	1						2	8
28	1										
n	95	192	75	100	54	235	100	100	100	39	100
m	30.70	30.82	30.47	30.73	30.59	30.58	30.05	30.26	30.15	30.62	30.47
σ	± 0.77	± 0.66	± 0.64	± 0.58	± 0.62	± 0.65	± 0.61	± 0.50	± 0.54	± 0.70	± 0.70
Fl.	± 0.26	± 0.16	± 0.25	± 0.19	± 0.28	± 0.14	± 0.20	± 0.17	± 0.18	± 0.38	± 0.23
Nombre de vertèbres	6 PORT D'OSTENDE	8 LOUVAIN	9 LOUVAIN	11 MARCOING	13 SAINT-VAAST- LA-ROQUE	16 MONTERMEIL	17 DIEUZE	18 CHATEAU-SALINS	19 VERSAILLES	22 BAIE DU MONT SAINT-MICHEL	
										♂	♀
33			1		1	2	2	3	1	3	2
32		2	4		8	39	4	21	46	36	36
31	9	25	35	21	24	52	39	17	50	59	60
30	22	20	29	70	9	5	30	4	3	11	6
29	14	2	3	1			1				
n	45	49	72	100	42	98	76	42	100	109	104
m	29.89	30.55	30.60	30.28	30.02	30.39	30.67	30.62	30.45	30.28	30.32
σ	± 0.71	± 0.64	± 0.62	± 0.47	± 0.71	± 0.62	± 0.71	± 0.65	± 0.57	± 0.74	± 0.61
Fl.	± 0.35	± 0.31	± 0.24	± 0.16	± 0.36	± 0.21	± 0.27	± 0.33	± 0.19	± 0.23	± 0.20

Tableau XIV

NOMBRE de vertèbres	20 ROSCOFF		23 COLMAR	29 MACHECOUL		33 SIERRE		35 SAINT-LAURENT- DE-LA-PRÉE	36 ENNEZAT (Juillet 1923)	
	AOUT 1924	MAI 1924		♂	♀	♂	♀		♂	♀
32										
31		13	29	12	17	2	3	5	4	2
30	26	60	63	25	24	39	44	54	16	34
29	55	16	6	7	4	54	49	91	35	36
28	17	3	2	1	1	4	3	12	5	5
27	2	1				1	1	1	2	1
n	100	93	100	45	46	100	100	163	61	78
m	30.05	29.87	30.19	30.07	30.24	30.37	30.45	30.31	30.24	30.38
σ	± 0.71	± 0.72	± 0.63	± 0.71	± 0.70	± 0.74	± 0.79	0.68	0.82	0.75
Fl.	0.24	± 0.25	± 0.28	± 0.36	± 0.34	± 0.25	± 0.27	± 0.17	0.35	0.29

NOMBRE de vertèbres	36 ENNEZAT (Mai 1924)		37 ANGOULÊME	38 VALENCE		40 LE TEICH			41 VELLERON		42 PALAVAS
	♂	♀		♂	♀	♂	♀	♂	♂	♀	
32											
31		39	8	3	3	1	1			1	1
30	25	52	67	43	36	24	19	18	23	1	1
29	59	9	22	42	38	59	64	34	70	42	42
28	5	2	3	4	1	15	15	5	6	54	54
						1	1	1		5	5
n	89	102	100	92	78	100	100	58	100	103	103
m	30.22	30.25	29.80	30.49	30.52	30.09	29.91	30.19	30.19	29.41	29.41
σ	± 0.53	± 0.70	± 0.62	± 0.63	± 0.79	± 0.68	± 0.61	± 0.68	± 0.54	± 0.64	± 0.64
Fl.	± 0.19	± 0.23	± 0.21	± 0.22	± 0.30	± 0.23	± 0.21	± 0.30	± 0.18	± 0.21	± 0.21

Tableau XV

NOMBRE de VERTÈBRES	43 GENZANO (Rome)		44 SARNO (Naples)		45 MAISON CARRÉE (Alger)
	♂	♀	♂	♀	
32		1			
31	19	7	4		
30	15	20	46	41	4
29			48	47	29
28			2	12	4
n	34	28	100	100	37
m	30,56	30,32	29,52	29,29	29
σ	$\pm 0,50$	$\pm 0,54$	$\pm 0,81$	$\pm 0,73$	$\pm 0,46$
Fl.	$+ 0,29$	$\pm 0,34$	$\pm 0,27$	$\pm 0,24$	$\pm 0,25$

Tableau XVI

NOMBRE D'ÉPINES DORSALES	4 FOND de ROSKILDE FJORD	7 OSTENDE	10 LOUVAIN	13 SAINT-VAAST- LA-HOUGUE	14 HARFLEUR	15 CAEN
11		3	2			
10	4	18	8	17	6	
9	18	18	9	12	3	26
8	2			1	1	21
7						3
6						1
n	24	39	19	30	10	51
m	9,08	9,61	9,63	9,53	9,50	8,41
σ	$\pm 0,50$	$\pm 0,62$	$\pm 0,67$	$\pm 0,56$	$\pm 0,67$	$\pm 0,69$
Fl.	$\pm 0,34$	$\pm 0,34$	$\pm 0,51$	$\pm 0,34$	$\pm 0,71$	$\pm 0,32$

NOMBRE D'ÉPINES DORSALES	25 SAINT-QUENTIN-LÈS- BEAUREPAIRE	27 GENNES	28 LA RIVEROLLE	37 ANGOULÈME	39 BORDEAUX	ENSEMBLE des STATIONS
11					1	6
10	1	3		1		58
9	7	34	18	12	10	167
8	7	12	27	8	2	81
7		1				4
6						1
n	15	50	45	21	13	317
m	8,60	8,78	8,40	8,66	9,00	8,93
σ	$\pm 0,61$	$\pm 0,62$	$\pm 0,49$	$\pm 0,65$	$\pm 0,68$	
Fl.	$\pm 0,54$	$\pm 0,29$	$\pm 0,24$	$\pm 0,48$	$\pm 0,63$	

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

A

- AGASSIZ (L.), 1850. — Lake superior (*Boston*, 1850, p. 310-315, Pl. IV, fig. 1-2).
- AGASSIZ (L.), 1882. — On the young stages of some osseous fishes (*Proc. American Academy, Boston*, 1882, t. XVII, p. 288, Pl. 9).
- ANJUBAULT (P.-A.), 1855. — Revue des espèces de poissons du Département de la Sarthe (*Bull. Soc. Agric. Sc. Arts de la Sarthe, Le Mans*, 1855, p. 13-14).
- ANTHONY (R.), 1918. — Recherches sur le développement de la circulation de l'Épinoche (*Gasterosteus gymnurur* Cuv.) (*Archives Zool. expérim. gén., Paris*, 1918, t. LVII, p. 1-45, Pl. 1).
- ANTIPA (Gr.), 1909. — Fauna ichtiologica a Romaniei (*Bucarest*, 1909, p. 44-52).
- AYRES (W.-O.), 1842. — Enumeration of the fishes of Brookhaven, Long Island, with remarks upon the species observed (*Boston Journal nat. hist.*, 1842, t. IV, p. 259).
- AYRES (W.-O.), 1843. — Descriptions of 4 species of fish from Brookhaven; all of which are believed to be new. (*Boston Journal nat. hist.*, 1843, t. IV, p. 294-295, Pl. XII, fig. 3).
- AYRES (W.-O.), 1855. — Description of new species of Californian fishes (*Proc. Calif. Acad. Nat. Sc., San-Francisco*, 1855 (57), t. I, p. 47).

B

- BAIKIE (W.-B.), 1853. — Catalogue of the fishes of Orkney and Zetland (*Zoologist, Londres*, 1853, t. XI, p. 3951).
- BAIRD (S.-F.), 1854. — Report on the fishes observed on the coasts of New Jersey and Long Island (*Ann. Rep. Smithsonian Institution*, 1854, p. 328).
- BEAN (T.-H.), 1879-a. — Description of an apparently new species of *Gasterosteus* (*G. Atkinsii*) from the Schoodic Lakes, Maine (*Proc. U. S. nat. Museum, Washington*, 1879, t. II, p. 67-69).
- BEAN (T.-H.), 1879-b. — Fishes collected in Cumberland Gulf and Disko bay (*Bull. U. S. nat. Museum, Washington*, 1879, n° 15, p. 129-134).
- BEAN (T.-H.), 1880. — Check-list of duplicates of North american fishes, etc. (*Proc. U. S. nat. Museum, Washington*, 1880, t. III, p. 77).
- BEAN (T.-H.), 1881-a. — A preliminary Catalogue of the fishes of Alaskan and adjacent waters (*Proc. U. S. nat. Museum, Washington*, 1881, t. IV, p. 239-240 et 262).
- BEAN (T.-H.), 1881-b. — Notes on some fishes from Hudson's Bay (*Proc. U. S. nat. Museum, Washington*, 1881, t. IV, p. 128).
- BEAN (T.-H.), 1883. — Notes on a collection of fishes made... in Alaska and British Columbia. (*Proc. U. S. nat. Museum, Washington*, 1883, t. VI, p. 353).
- BEAN (T.-H.), 1896. — Fishes collected at Bering and Copper islands (*Proc. U. S. nat. Museum, Washington*, 1896, t. XIX, p. 250-251).
- BENECKE (B.), 1881. — Fische, Fischerei und Fischzucht in Ost- und Westpreussen (*Königsberg*, 1881, p. 73-77).
- BERG (L.), 1907. — A review of the species of the 10-spined Sticklebacks or *Pygosteus* from East Asia (*Proc. U. S. nat. Museum, Washington*, 1907, t. XXXII, p. 451-454).
- BERTIN (L.), 1921-a. — Note préliminaire sur la notion d'espèce et la variabilité chez les Épinoches (*C. R. Ac. Sc., Paris*, 1921, t. CLXXII, p. 623-625).
- BERTIN (L.), 1921-b. — La valeur des caractères spécifiques dans le genre *Gasterosteus* Linné (*Bull. Museum, Paris*, 1921, p. 143-150).
- BERTIN (L.), 1921-c. — L'extrême variabilité des Épinoches roscovites (*C. R. Ac. Sc., Paris*, t. CLXXIII, p. 602-604).
- BERTIN (L.), 1921-d. — L'âge des poissons d'après leurs écailles (*La Nature, Paris*, 1921, p. 241-244).

- BERTIN (L.), 1923. — Classification, variabilité, distribution géographique des poissons de la famille des Épinoches (*Bull. Assoc. française Avancement Sciences, Paris, Congrès de Bordeaux, 1923*).
- BLANC (H.), 1922. — L'apparition dans le lac Léman de l'Épinoche à queue lisse (*Gasterosteus aculeatus* L., *varietas* : *G. gymnurus*) (*Actes Soc. Helvétique Sc. nat., Berne, 1922, 2^e part., p. 252-253*).
- BLANCHARD (E.), 1866. — Poissons des eaux douces de France (*Paris, 1866, p. 174-246*).
- BLARINGHEM (L), 1919. — Les Problèmes de l'Hérédité expérimentale (*Bibl. de Philosophie Scientifique, Paris, 1919*).
- BLEGVAD (H.), 1916. — On the food of Fish in Danish waters within the Skaw (*Rep. Danish Biol. Station to the Board of Agric., Copenhagen, 1916, t. XXIV, p. 27-31*).
- BLOCH (M.-E.), 1783. — Œconomische Naturgeschichte der Fische Deutschlands (*Berlin, 1783, Teil 2, p. 78-87, Taf. LIII, fig. 1, 3, 4*).
- BLOCH (M.-E.), 1785. — Ichthyologie, ou Histoire naturelle, générale et particulière des poissons. Avec des figures enluminées dessinées d'après nature (trad. par Laveau) (*Berlin, 1785*).
- BLOCH (M.-E.), 1801. — Systema Ichthyologiæ (*Berlin, 1801, p. 122-123, Tab. 33, fig. 2*).
- BONAPARTE (C.-L.), 1841. — Manuel d'ichthyologie italienne. (*Actes du 2^e Congrès de Turin, 1841*).
- BONIZZII (P.), 1869. — Sulle varietà della specie *Gasterosteus aculeatus* (*Archivio per la zoologia, l'anatomia e la fisiologia, Bologna, 1869, 2^e sér., t. I, p. 156-163, Pl. XVII*).
- BORCEA (I), 1904. — Quelques observations sur une Épinoche (*G. aculeatus* L. var. *leiurus*) provenant d'une rivière se déversant au fond de la baie Aber, près du Laboratoire de Roscoff (*Bull. Soc. Zool. France, Paris, 1904, t. XXIX, p. 140-141*).
- BOREL (E.), 1914. — Le Hasard (*Nouvelle Collection scientifique, Paris, 1914*).
- BOREL (E.) et DELTHEIL (R.), 1923. — Probabilités, Erreurs (*Collection Armand Colin, Paris, 1923*).
- BORJA Y GOYENCHE (D.-J. DE), 1920. — Contribución al estudio de la fauna ictiológica de España (*Mém. Real. Acad. Ciencias y Artes, Barcelona, 1920, t. XVI, n° 3*).
- BORNE (M.), BENECKE (B) et DALLMER (E.), 1886. — Handbuch der Fischzucht und Fischerei (*Berlin, 1886, p. 98-99*).
- BOULENGER (G.-A.), 1893. — Note on variations of lateral shields in the 3-spined Stickleback (*G. aculeatus*) (*Ann. of Nat. History, London, 1893, 6^e sér., t. XI, p. 228-229*).
- BOULENGER (G.-A.), 1909-1916. — Catalogue of the fresh-water Fishes of Africa (*London, 4 vol. de 450 p.*).
- BOULENGER (G.-A.), 1910. — Teleostei (Systematic Part) (*The Cambridge Natural History, London, 1910, t. VII, p. 629-631*).
- BRADLEY (R.), 1721. — A philosophical Account of the works of Nature (*London, 1721, p. 61*).

C

- CANESTRINI (G.), 1865. — Sulle specie nostrali del genere *Gasterosteus* Linné (*Archivio per la zoologia, l'anatomia et la fisiologia, Modena, 1865, t. III, p. 308-311*).
- CAULLERY (M.), 1913. — Les Problèmes de la Sexualité (*Bibl. de philosophie scientifique, Paris, 1913*).
- CHAMPY (Ch.), 1924. — Sexualité et Hormones (*Paris, 1924*).
- CHEVEY (P.), 1924. — Sur la présence du *Syngnathus Dumerilii* Moreau dans la baie du Mont Saint-Michel (*La Feuille des Naturalistes, Paris, 1924, t. I, p. 130*).
- CHEVEY (P.), 1925. — Recherches sur le développement de la Perche et du Bar (*Bull. biologique France Belgique, Paris, 1925*).
- COLLETT (R.), 1874. — Norges Fiske (*Christiania, 1874, p. 11-14*).
- COPE (E.-D.), 1865. — Partial Catalogue of the cold blooded Vertebrata of Michigan (*Proc. Acad. nat. Sc., Philadelphie, 1865, p. 81*).
- COPE (E.-D.), 1873. — A contribution to the Ichthyology of Alaska (*Proc. Americ. philosoph. Soc., Philadelphie, 1873, t. XIII, p. 26*).
- COSTA (O.-G.), 1836. — Fauna del Regno di Napoli. Pesci (*Napoli, 1836*).
- COSTE, 1846. — Note sur la manière dont les Épinoches construisent leur nid et soignent leurs œufs (*C. R. Ac. Sc., Paris, 1846, t. XXII, p. 814-818*).
- COSTE, 1848. — Nidification des Épinoches et des Épinochettes (*Mémoires présentés par divers Savants à l'Ac. Sc., Paris, 1848, t. X, p. 575*).
- COUCH (R.-Q.), 1844. — Notes on the nidification of fishes (*Zoologist, Londres, 1844, t. II, p. 795-799*).
- COUCH (J.), 1867. — A history of the fishes of the British islands (*Londres, 1867, t. I, p. 167-184, Pl. XXXVII-XXXVIII*).

- COURRIER (R.), 1921-a. — Glande intestitielle du testicule et caractères sexuels secondaires chez les Poissons (*C. R. Ac. Sc., Paris*, 1921, t. CLXXII, p. 1316-1317).
- COURRIER (R.), 1921-b. — Sur le conditionnement des caractères sexuels secondaires chez les Poissons (*C. R., Soc. Biol. Paris*, 1921, t. LXXXV, p. 486-488).
- COURRIER (R.), 1922. — Sur l'indépendance de la glande séminale et des caractères sexuels secondaires chez les Poissons (*C. R. Ac. Sc., Paris*, 1922, t. CLXXIV, p. 70-72).
- CRESPON (J.), 1844. — Faune méridionale, etc. (*Nîmes*, 1844, t. II, p. 282-284).
- CUÉNOT (L.), 1911. — La Genèse des espèces animales (*Paris*, 1911, p. 200-202).
- CUVIER (G.), 1817. — Le Règne animal (*Paris*, 1817, t. II, p. 319-320).
- CUVIER (G.), 1829. — Idem (*Paris*, 1829, éd. 2, t. II, p. 169-171).
- CUVIER ET VALENCIENNES, 1829. — Histoire naturelle des Poissons (*Paris*, 1829, t. IV, p. 479-514),

D

- DAVENPORT (C. B.), 1899. — Statistical methods with special reference to Biological Variation (*New-York*, 1899).
- DAVENPORT (C.-B.), 1904. — Idem (*New-York*, 1904, éd. 2).
- DAY (F.), 1877. — On some Irish Gasterostei (*Journal Linnean Soc. Londres*, 1877, t. XIII, p. 110-114).
- DAY (F.), 1879. — On the fishes of Weston-super-mare (*Proc. Zool. Soc., Londres*, 1879, p. 752-753).
- DAY (F.), 1880. — The fishes of Great Britain and Ireland (*Londres*, 1880, t. I, p. 237-248, Pl. 68).
- DEKAY (J.-E.), 1842. — Zoology of New-York or the New-York Fauna (*Albany*, 1842, Part. IV, Fishes, p. 64-68).
- DEUTSCHE SEEWARTE, 1882. — Atlantischer Ozean, Ein Atlas (*Hamburg*, 1882, Taf. 7).
- DOLLO (L.), 1909. — Les Téléostéens à ventrales abdominales secondaires (*Verh. der K. K. Zool. Botan. Gesellschaft, Vienne*, 1909).
- DONOVAN (E.), 1802. — The natural History of British fishes (*Londres*, 1802, t. I, Pl. XI).
- DUMÉRIL (A.-M.-C.), 1806. — Zoologie analytique (*Paris*, 1806).
- DUNCKER (G.), 1897. — Korrelationsstudien an den Strahlenzahlen einiger Flossen von *Acerina cernua*. L. (*Biol. Centralblatt, Leipzig*, 1897, t. XVII, p. 785-794 et 815-831).
- DUNCKER (G.), 1899. — Die methode der Variations statistik (*Archiv. f. Entw. mechanik, Leipzig*, 1899, t. VIII, p. 112-183).
- DUNCKER (G.), 1904. — Symmetrie und Asymmetrie bei bilateralen Thieren (*Archiv. f. Entw. mechanik, Leipzig*, 1904, t. XVII, p. 533-682).
- DUNCKER (G.), 1907. — Syngnathiden-Studien. I. Variation und Modifikation bei *Siphonostoma typhle* L. (*Mitt. Naturhist. Museum, Hambourg*, 1907 (08), t. XXV, p. 1-115).

E

- EIGENMANN (C.-H.), 1886. — A review of the American Gasterosteidae (*Proc. Acad. nat. Sc., Philadelphie*, 1886, p. 233-252).
- EKSTRÖM (C.-U.), 1835. — Die Fische in den Scheeren von Mörkö (*Berlin*, 1835, p. 152-166).
- EUSÉBIO (J.-B.-A.), 1908. — Essai sur la faune des eaux minérales et des terrains arrosés par les eaux minérales du Département du Puy-de-Dôme (*Clermont-Ferrand*, 1908, thèse, p. 49).
- EVERMANN (B.-W.) et Cox (U.-O.), 1894. — A report upon the fishes of the Missouri River basin (*Rep. U. S. fish Commision*, 1894, Part. 20, p. 416).

F

- FABRICIUS (O.), 1780. — Fauna Groenlandica (*Copenhagen*, 1780, p. 169-170).
- FAGE (L.), 1910. — Recherches sur la biologie de l'Anchois (*Ann. Inst. Océanogr., Paris*, 1910, t. II, fasc. 4).
- FAGE (L.), 1920. — Engraulidæ, Clupeidæ (*Rep. Danish oceanogr. Exped. 1908-1910, Copenhagen*, 1920, vol. II, A. 9, p. 83-93).

- FATIO (V.), 1882. — Faune des Vertébrés de la Suisse (*Genève et Bâle*, 1882, t. IV, p. 58-100).
- FLEMING (J.), 1828. — History of british animals (*Londres*, 1828, éd. 1, p. 219; 1842, éd. 2, p. 219).
- FLORENTIN (R.), 1899. — Études sur la faune des mares salées de Lorraine (*Ann. Sc. Nat. Zool., Paris*, 1899, 8^e sér., t. X, p. 209-249).
- FLOURENS, VALENCIENNES et DUMÉRIL, 1846. — Rapport sur un Mémoire de M. Coste, ayant pour titre : Nidification des poissons (*C. R. Ac. Sc., Paris*, 1846, t. XXIII, p. 333-336).
- FRANZ (V.), 1910. — Die Japanischen Knochenfische der Sammlungen Haberer und Doflein (*Abhandl. König. Bayer. Akad. Wissensch. Mathem. physikal. Klasse, München*, 1910, t. IV, Suppl. Bd. 1, Abhandlung, p. 19, Taf. III, fig. 10).
- FRIES (B.-F.), EKSTRÖM (C.-U.) ET SUNDEVALL (C.-J.), 1836. — Skandinaviens Fiskar, etc. (*Stockholm*, 1836, p. 17-22, Pl. 4, fig. 1-3).
- FRIES (B.-F.), EKSTRÖM (C.-U.) ET SUNDEVALL (C.-J.), 1895. — Idem (*Stockholm*, 1895, éd. 2 par SMITT — voir ce nom).

G

- GADEAU DE KERVILLE (H.), 1897. — Faune de la Normandie (*Paris*, 1897, t. VI, p. 366-376).
- GARSTANG (W.), 1898. — On the variation, races and migrations of the Mackerel (*Scomber scomber*) (*Journ. Mar. Biol. Assoc., London*, 1898, nouv. sér., t. V, p. 235-295).
- GÉHIN (J.-B.), 1868. — Révision des poissons du département de la Moselle, avec quelques considérations sur le Darwinisme (*Metz*, 1868, p. 49-56).
- GENTIL (A.), 1883. — Ichthyologie de la Sarthe (*Bull. Soc. Agric. Sc. Arts de la Sarthe, Le Mans*, 1883, t. XXIX, p. 361-362).
- GERVAIS (P.), 1866. — Nouvelles remarques sur les poissons fluviatiles de l'Algérie (*C. R. Ac. Sc., Paris*, 1866, t. LXIII, p. 1051).
- GERVAIS (P.), 1869. — Zoologie et Paléontologie générales (*Paris*, 1869, p. 202, Pl. 45, fig. 1).
- GERVAIS (P.) ET BOULART (R.), 1876. — Les Poissons (*Paris*, 1876, t. I, p. 59-68).
- GIARD (A.), 1889. — De l'influence de l'éthologie de l'adulte sur l'ontogénie du *Palæmonetes varians* Leach (*C. R. Soc. Biol., Paris*, 1889, t. XLI, p. 326-328).
- GIARD (A.), 1900. — Sur l'adaptation brusque de l'Épinoche (*Gasterosteus trachurus* Cuv. et Val.) aux eaux alternativement douces et marines (*C. R. Soc. Biol., Paris*, 1900, t. LII, p. 46).
- GILL (Th.), 1861. — Catalogue of the fishes of the Eastern Coast of North America, from Greenland to Georgia (*Proc. Acad. Nat. Sc., Philadelphie*, 1861, p. 39-40).
- GILL (Th.), 1868. — Synopsis of the fishes of the Gulf of St. Lawrence and Bay of Fundy (*Canadian Naturalist, Montréal*, 1868, nouv. sér., t. II, p. 250).
- GIRARD (C.), 1849. — Fishes of Nova Scotia and Labrador (*Boston Journal Nat. Hist.*, 1849, t. VI, p. 254, Pl. VII, fig. 1).
- GIRARD (C.), 1854-a. — Descriptions of new fishes, etc. (*Proc. Acad. nat. Sc., Philadelphie*, 1854, t. VII, p. 133-134).
- GIRARD (C.), 1854-b. — Observations upon a collection of fishes, etc. (*Proc. Acad. nat. Sc., Philadelphie*, 1854, t. VII, p. 147-148).
- GIRARD (C.), 1855. — A list of the fishes collected in California by Mr. E. Samuels, with descriptions of the new species (*Boston Journal nat. hist.*, 1855, t. VI, p. 537).
- GIRARD (C.), 1856. — Contribution to the Ichthyology of the western coast of the U.S. (*Proc. Acad. nat. Sc., Philadelphie*, 1856, t. VIII, p. 135).
- GLOGER (C.-L.), 1833. — Schlesiens Wirbelthier-Fauna (*Breslau*, 1833, p. 77).
- GOLDSMITH (M^{lle} M.), 1915. — Réactions physiologiques et psychiques des Poissons (*Paris*, 1915, thèse, p. 12).
- GOODE (G.-B.), 1879. — Catalogue of the collection to illustrate the animal resources and the fisheries of the U. S. (*Bull. U. S. nat. Museum, Washington*, 1879, n^o 14, p. 53-54).
- GOODE (G.-B.), 1880. — Exhibit of the fisheries and fish culture of the U. S. (*Bull. U. S. nat. Museum, Washington*, 1880, n^o 18, p. 31).
- GOODE (G.-B.) et BEAN (T.-H.), 1879. — Catalogue of the fishes of Essex County, Massachusetts, including the fauna of Mass. Bay and the contiguous deep waters (*Bull. Essex Institute, Salem*, 1879, t. I, p. 3).

- GOODRICH (E.-S.), 1909. — Vertebrata craniata. First fascicle : Cyclostomes and Fishes (*A Treatise on Zoology edited by Ray Lankester, London, 1909, p. 410-412*).
- GORDON (G.), 1852. — A list of the fishes that have been found in the Moray Firth, etc. (*Zoologist, London, 1852, t. X, p. 34-58*).
- GOURRET (P.), 1897. — Les étangs saumâtres du Midi de la France et leurs pêcheries (*Ann. Museum hist. nat., Marseille, 1897, t. V, n° 2*).
- GUEYLARD (M^{lle} F.), 1924. — De l'adaptation aux changements de salinité. Recherches biologiques et physico-chimiques sur l'Épinoche (*Gasterosteus leiurus* Cuv. et Val.) (*Paris, 1924, thèse*).
- GUICHENOT (M.), 1869. — Notice sur quelques poissons inédits de Madagascar et de la Chine (*Nouv. Archives du Museum, Paris, 1869, t. V, p. 204-206, Pl. 12, fig. 4*).
- GÜNTHER (A.), 1853. — Die Fische des Neckars (*Jahrb. Ver. Varterl. Naturk. Württemberg, Stuttgart, 1853, t. IX, p. 253-259*).
- GÜNTHER (A.), 1859. — Catalogue of Acanthopterygian Fishes in British Museum (*London, 1859, t. I, p. 2-7*).
- GÜNTHER (A.), 1880. — An Introduction to the Study of fishes (*Edinburgh, 1880*).

H

- HANSEN (H.-J.), 1883. — Zoologia danica Fiske (*Copenhagen, 1883, p. 27-32, Pl. V, fig. 1-4*).
- HARTMANN (G.-L.), 1827. — Helvetische Ichthyology, oder ausführliche Naturgeschichte der in der Schweiz sich vorfindenden Fisch (*Zürich, 1827, p. 70-73*).
- HAY (O.-P.), 1907. — A new fossil Stickleback fish from Nevada (*Proc. U. S. Nat. Museum, Washington, t. 32, p. 271-274, fig. 1-3*).
- HECKEL (J.) et KNER (R.), 1858. — Die Süßwasserfische der österreichischen Monarchie (*Leipzig, 1858, p. 38-42*).
- HEINCKE (F.), 1889. — Untersuchungen über die Stichlinge (*C. R. Ac. Sc., Stockholm, 1889, t. XLVI, p. 395-410*).
- HEINCKE (F.), 1898. — Naturgeschichte des Herings. Teil I. Die Lokalformen und die Wanderungen des Herings in den europäischen Meeren (*Berlin, 1898*).
- HELLAND-HANSEN (B.), 1909. — Statistical Research into the biology of the Haddock and Cod in the North Sea (*Conseil permanent intern. pour explor. de la mer. Rapports et Procès-verbaux, Copenhagen, 1909, t. X, p. 25*).
- HESS (W.-N.), 1917. — A seasonal study of the kidney of the 5-spined Stickleback *Eucalia inconstans cayuga* Jordan (*Proc. Indiana Acad. Sc., Indiana, 1917, p. 295-296*).
- HOLANDRE, 1826. — Faune du Département de la Moselle (*Metz, 1826, p. 10*).
- HORA (S.-L.), 1921. — Notes on the occasional absence of the paired fins in freshwater Fishes, etc. (*Rec. Indian Museum, Calcutta, 1921, t. XXII, p. 27-32*).
- HOUGHTON (W.), 1895. — British fresh-water fishes (*Hull et York, 1895, éd. 2, p. 11-16*).
- HUITFELDT-KAAS, 1923. — Einwanderung und Verbreitung der Süßwasserfische in Norwegen (*Archiv für Hydrobiologie, Stuttgart, 1923, t. XIV, fasc. 2, p. 265-266 et 286-288, K. 12*).
- HUXLEY (T.-H.), 1859. — Observations on the development of some parts of the skeleton of Fishes (*Quarterly Journal of Microscopical Science, London, 1859, sér. 2, t. VII, p. 33-46, Pl. III*).

J

- JENYNS (L.), 1835. — A manual of british vertebrate animals (*Cambridge, 1835, p. 348-352*).
- JOHANNSEN (W.), 1904. — Elemente der exakten Erblchkeitslehre mit Grundzügen der biologischen Variations statistik (*Iéna, 1904*).
- JOHNSTON (G.), 1834. — A List of the Fishes of Berwickshire, exclusive of the Salmones (*Trans. Hist. Berwick. nat. Club., 1834, t. I, p. 171*).
- JORDAN (D.-S.) 1876. — A manual of the Vertebrate animals of the Northern U. S. (*Chicago, 1876, éd. 1*).
- JORDAN (D.-S.), 1877. — On the fishes of Northern Indiana (*Proc. Acad. nat. Sc., Philadelphie, 1877, p. 65-67*).

- JORDAN (D.-S.), 1878. — A Catalogue of the fishes of the fresh waters of North America (*Bull. U. S. Geol. Survey, Washinton*, 1878, t. IV, n° 2, p. 441-442).
- JORDAN (D.-S.), 1885. — Catalogue of the fishes of North America (*Report U. S. Fish Comm., Washington*, 1885 (87), Part. XIII, p. 63).
- JORDAN (D.-S.), 1888. — A manual of the Vertebrate animals of the Northern U. S. (*Chicago*, 1888, éd. 5, p. 97-98).
- JORDAN (D.-S.), 1891. — Relation of temperature to vertebræ among fishes (*Proc. U. S. nat. Museum, Washington*, 1891 (92), t. XIV, p. 107-120).
- JORDAN (D.-S.), 1907. — The fossil fishes of California (*Univ. of California Publications, Geology, San Francisco*, 1907, t. V, p. 131, fig. 25-26).
- JORDAN (D.-S.), 1908. — Note on a fossil Stickleback fish from Nevada (*Smithsonian Miscellaneous Collections, Washington*, 1910, t. LII).
- JORDAN (D.-S.) et COPELAND (H.-E.), 1876. — Check List of the fishes of the fresh-waters of North America (*Bull. Buffalo Soc. nat. sc., Buffalo*, 1876, t. III, p. 140-141).
- JORDAN (D.-S.) et EVERMANN (B.-W.), 1896. — The fishes of north and middle America (*Bull. U. S. nat. Museum, Washington*, 1896, t. XLVII, p. 742-752).
- JORDAN (D.-S.) et GILBERT (C.-H.), 1880. — List of the fishes of the Pacific coast of the U. S. (*Proc. U. S. nat. Museum, Washington*, 1880, t. III).
- JORDAN (D.-S.) et GILBERT (C.-H.), 1883. — A synopsis of the fishes of north America (*Bull. U. S. nat. Museum, Washington*, 1883, t. XVI, p. 392-396).
- JORDAN (D.-S.) et GILBERT (C.-H.), 1899. — The fishes of Bering Sea (*The Fur Seals and Fur Seals Islands of the north Pacific Ocean, Washington*, 1899, Part. 3, p. 443-445).
- JORDAN (D.-S.) et JOUY (P.-L.), 1881. — Check-list of duplicates of fishes from the Pacific coast of North America (*Proc. U. S. nat. Museum, Washington*, 1881, t. IV, p. 1).
- JORDAN (D.-S.) et SNYDER (J.-O.), 1901-a. — A list of fishes collected in Japan by Otaki, etc. (*Proc. U. S. nat. Museum, Washington*, 1901, t. XXIII, p. 351).
- JORDAN (D.-S.) et SNYDER (J.-O.), 1901-b. — List of fishes collected in 1883-85 by Jouy, etc. (*Proc. U. S. nat. Museum, Washington*, 1901, t. XXIII, p. 747).
- JORDAN (D.-S.) et STARKS (E.-C.), 1903. — A review of the Hemibranchiate fishes of Japan (*Proc. U. S. nat. Museum, Washington*, 1903, t. XXVI, p. 58-62).

K

- KENDALL (W.-C.), 1895. — Description of a new Stickleback *G. gladiunculus* from the coast of Maine (*Proc. U. S. nat. Museum, Washington*, 1895, t. XVIII, p. 623-624).
- KESSLER (K.), 1859-1860. — Auszüge aus dem Berichte über eine an die nordwestlichen küsten des schwarzen Meeres unternommene Reise (*Bull. Soc. nat., Moscou*, 1859, t. XXXII, part. 2, p. 199-208).
- KESSLER (K.), 1876. — (in PRZEWALSKY), Mongolia (*St-Pétersbourg*, 1876, t. II, pt. IV, p. 6, Pl. III, fig. 6).
- KINAHAN (J.-R.), 1852. — Observations on the spawning of *Gasterosteus leiurus* (*Zoologist, London*, 1852, t. X, p. 3526-5327).
- KIRTLAND (J.-P.), 1840. — Descriptions of five new species of fishes (*Boston Journal nat. hist.*, 1840, t. III, p. 273-274, Pl. II, fig. 1).
- KRÖYER (H.), 1838. — Danmarks Fiske (*Copenhagen*, 1838, t. I, p. 169-205).
- KUNTZ (A.) et RADCLIFFE (L.), 1918. — Notes on the embryology and larval development of twelve Teleostean fishe (*Bull. U. S. Bureau of Fisheries, Washington*, 1918, t. XXXV, p. 130-134).

L

- LACÉPÈDE, 1802. — Histoire naturelle des poissons (*Paris*, 1802, t. III, p. 296-302).
- LAFONT (A.), 1871. — Note pour servir à la faune de la Gironde (*Actes Soc. Linnéenne, Bordeaux*, 1871, t. XXVIII, fasc. 2).
- LANDOIS (H.), 1871. — Der kleine Stichling, *Gasterosteus pungitius* L. und seine Nestbau (*Zool. Garten, Frankfurt am Mein*, 1871, t. XII, p. 1-10).

- LAPORTE (E.), 1854. — Faune ichthyologique ou Histoire naturelle des poissons qui se trouvent dans le Département de la Gironde (*Actes Soc. Linnéenne, Bordeaux*, 1854, t. XIX, fasc. 3, p. 30).
- LAPPARENT (A. DE), 1907. — Leçons de géographie physique (*Paris*, 1907, éd. 3).
- LÉGER (L.), 1909. — Poissons et pisciculture dans le Dauphiné (*Travaux du Lab. de pisciculture de l'Université de Grenoble, Grenoble*, 1909, p. 53-54).
- LEMARIÉ (E.), 1866. — Poissons des Départements de Charente, Charente-Inférieure, Deux-Sèvres, Vendée, Vienne (*Niort*, 1886, p. 11).
- LILLJEBORG (W.), 1884. — Sveriges och Norges Fiskar (*Upsala*, 1884, t. I, p. 342-378).
- LINNÉ (C.), 1758. — Systema Naturæ (*Upsala*, 1758, éd. 10, p. 295-297).
- LINNÉ (C.), 1800. — Fauna Suecica (*Leipzig*, 1800, éd. de Retzius, p. 338).
- LUNEL (G.), 1881. — Observations sur quelques Gastérostéidés et sur la variabilité des caractères distinctifs attribués aux poissons de cette famille (*Mém. Soc. sc. nat. Saône-et-Loire, Mâcon*, 1881, t. IV, p. 147-168).

M

- MALMGREN (A.-J.), 1864. — Kristische Übersicht der Fisch-Fauna Finlands (*Wiegmann Archiv für Naturgeschichte, Berlin*, 1864, p. 282-285).
- MARCHAND, LAMY ET DE BOISVILLE, 1867. — Statistique scientifique d'Eure-et-Loir, Zoologie (*Chartres*, 1867, p. 51).
- MARCOTTE (F.), 1860. — Les animaux vertébrés de l'arrondissement d'Abbeville (*Amiens*, 1860, p. 417-418).
- MARTENS (E.) ET FRIEDEL (E.), 1871. — Sans titre (*Zool. Garten. Frankfurt a. Main*, 1871, t. XII, p. 28-31).
- MARTIN (R.) ET ROLLINAT (R.), 1894. — Vertébrés sauvages du Département de l'Indre (*Paris*, 1894, p. 402-403).
- MARTIN (R.) ET ROLLINAT (R.), 1914. — Descriptions et mœurs des Mammifères, Oiseaux, Reptiles, Batraciens et Poissons de la France centrale (*Paris*, 1914, p. 401-403).
- MAUDUYT (M.), 1847. — Ichthyologie de la Vienne (*Poitiers*, 1847).
- MEEK (A.), 1916. — The migrations of Fish (*London*, 1916, p. 187-193).
- MILLET (P.-A.), 1828. — Faune de Maine-et-Loire (*Paris*, 1828, p. 750-751).
- M'INTOSH (W.-C.), 1866. — Observations on the marine zoology of North Uist, Outer Hebrides (*Proc. Royal Soc. of Edinburgh*, 1866, t. V, p. 614).
- MITCHILL (S.-L.), 1815. — The fishes of New-York, described and arranged (*Trans. of the literary a. philosophical. Soc., New-York*, 1815, t. I, p. 430).
- MÖBIUS (K.), 1885-a. — Über die Eigenschaften und den Ursprung der Schleimsfäden des Seestichling-nestes (*Archiv für mik. Anat., Bonn*, 1885, t. XXV, p. 554-563, Taf. XXII).
- MÖBIUS (K.), 1885-b. — Die Niere des männlichen Seestichlings, eine Spinndrüse (*Biologisches Centralblatt, Leipzig*, 1885, t. V, p. 647-648).
- MÖBIUS (K.), 1885-c. — The Nest of the 15-spined Stickleback (*Schrift. naturwissensch. Ver. Schleswig-Holstein, Kiel*, 1885, t. VI, Heft 1, p. 56; *Ann. Mag. Nat. Hist., London*, 1885, 5^e sér., t. XVI, p. 153).
- MÖBIUS (K.) ET HEINCKE (F.), 1883. — Die Fische der Ostsee (*Berlin*, 1883, p. 64-68).
- MOREAU (E.), 1881. — Histoire naturelle des poissons de la France (*Paris*, 1881, t. III, p. 162-171).
- MOREAU (E.), 1898. — Les poissons du Département de l'Yonne (*Bull. Soc. Sc. hist. nat. de l'Yonne, Auxerre*, 1898, p. 169-178).

N

- NELSON (E.-W.), 1876. — A partial Catalogue of the fishes of Illinois (*Bull. Illinois Museum nat. hist., Springfield*, 1876, n° 1, p. 42).
- NIKOLSKY (N.), 1889. — Faune de l'île Saghalin (en russe) (*Mém. Acad. Sc., St-Petersbourg*, 1889 t. LX, p. 293).
- NILSSON (S.), 1830. — Skandinavisk Fauna Fiskarna (*Lund*, 1830, p. 103-112).
- NILSSON (S.), 1832. — Prodomus Ichthyologiæ Scandinavicæ (*Lund*, 1832, p. 85-87).
- NORDMANN (A.), 1840. — Voyage dans la Russie méridionale par Demidoff (*Paris*, 1840, t. III, p. 379-382).

O

OLIVIER (E.), 1898. — Faune de l'Allier (*Moulins*, 1898, p. 140-141).

P

- PALLAS (P.-S.), 1811. — Zoographia Rosso-Asiatica (*Pétersbourg*, 1811, t. III, p. 228-231, Tab. 49, fig. 1-2).
- PARATRE (R.), 1893. — Poissons du bassin de la Loire (*Châteauroux*, 1893, p. 29-35).
- PARNELL (R.), 1838. — Prize essay on the natural and economical history of the fishes marine, fluviatile and lacustre of the river district of the Firth of Forth (*Mém. Wernerian math. hist. Soc., Edinburgh*, 1838, t. VII, p. 190-200, Pl. 25).
- PEARSE (A.-S.), 1918. — The food of the shore fishes of certain Wisconsin Lakes (*Bull. U. S. Bureau of Fisheries, Washington*, 1915-16 (18), t. XXXV, p. 259-260).
- PEERS (J.), 1864. — A five-spined Stickleback in Britain (*Zoologist, London*, 1864, t. XXII, p. 9145).
- PELLEGRIN (J.), 1921. — Les poissons des eaux douces de l'Afrique du Nord française (*Mém. Soc. sc. nat. du Maroc, Paris*, 1921, t. I, n° 2, p. 197-198, fig. 14).
- PENNANT (Th.), 1769. — British Zoology (*London*, 1769, t. III, p. 217-220).
- PENNANT (Th.), 1792. — Arctic Zoology (*London*, 1792, t. II, p. 385-386).
- PETERSEN (C. G. J.), 1892. — *Spinachia vulgaris* (an annual fish) (*Rep. Danish biolog. St., Copenhagen*, 1893, t. III, p. 23-26, Tab. V).
- PLAYFAIR (R.-L.) et LETOURNEUX (M.), 1871. — Memoir on the hydrological system and the freshwater fishes of Algeria (*Ann. Mag. Nat. Hist., London*, 1871, 4^e sér., t. VIII, p. 388-389).
- PRINCE (E.-E.), 1885. — On the nest and development of *Gasterosteus spinachia*, etc. (*Ann. Mag. Nat. Hist., London*, 1885, 5^e sér., t. XVI, p. 487-495, Pl. 14. Résumé dans *Rep. British Association, London*, 1885, p. 1093-1094).
- PUTNAM (F.-W.), 1855. — List of fishes of Essex County (*Proc. Essex Institute, Salem*, 1855, t. I, p. 148).
- PUTNAM (F.-W.), 1863. — List of fishes sent by the Museum to different Institutions etc., (*Bull. Museum Comparative Zoology, at Harvard College, Cambridge, Mass.*, 1863, t. I, p. 11).
- PUTNAM (F.-W.), 1866. — Remarks on a supposed non descript species of *Gasterosteus* from Massachusetts (*Proc. Essex Institut, Salem*, 1866, t. V, p. 4).

R

- RABAUD (Et.), 1922. — L'adaptation et l'évolution (*Paris*, 1922, p. 139-142).
- RANSOM (W.-H.), 1865. — On the nest of the 10-spined Stickleback (*Ann. Mag. Nat. Hist., London*, 1865, 3^e sér., t. XVI, p. 449-551).
- REDEKE (H.-C.), 1912. — Über den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnis von den Rassen der wichtigsten Nutzfische. I. Allgemeiner Teil (*Conseil permanent intern. pour exploration de la mer. Rapports et procès-verbaux, Copenhagen*, 1912, t. XIV).
- REEKS (H.), 1871. — Notes on the Zoology of Newfoundland (*Zoologist, London*, 1871, 2^e sér., t. VI, p. 2554-2555).
- REGAN (C.-T.), 1909. — The species of 3-spined Sticklebacks (*Gasterosteus*) (*Ann. Mag. Nat. Hist., London*, 1909, 8^e sér., t. IV, p. 435-437).
- REGAN (C.-T.), 1911. — The freshwater fishes of the British Isles (*London*, 1911, p. 240-251).
- REINHARDT (J.), 1838. — Ichthyologische Bidrag til den Grønlandske Fauna (*Kon. Danske Vidensk. Selskabs nat. math. Afh., Copenhagen*, 1838, t. VII, p. 114, 119 et 193).
- RICHARDSON (J.), 1836. — Fauna Boreali-Americana, or the Zoology of the northern part of British America. Part. 3. The Fish (*London*, 1836, p. 57-58).
- RICHARDSON (J.), 1855. — (in E. BELCHER), The last of the Arctic Voyages in search of Sir J. Franklin, Fishes (*Londres*, 1855, t. II, p. 356).
- RISSO (A.), 1810. — Ichthyologie de Nice (*Paris*, 1810, p. 191-193).
- ROTH (F.), 1920. — Über den Bau und die Entwicklung des Hantpanzers von *Gasterosteus aculeatus* (*Anatomischer Anzeiger, Jena*, 1920, t. LII, p. 513-534).

- ROULE (L.), 1920. — Étude sur le Saumon des eaux douces de la France, considéré au point de vue de son état naturel et du repeuplement de nos rivières (*Paris, Imprimerie nationale*, 1920).
- RUTTER (C.), 1896. — Notes on freshwater fishes of the Pacific slope of North America (*Proc. Calif. Acad. sc., San Francisco*, 1896, 2^e sér., t. VI, p. 245-254).
- RYDER (J.-A.), 1881. — Notes on the development, spinning habits, and structure of the 4-spined Stickleback, *Apeltes quadracus* (*Bull. U. S. Fish. Comm., Washington*, 1881 (83), t. I, p. 24-29).
- RYDER (J.-A.), 1885. — On the development of osseous fishes, including marine and freshwater forms (*Rep. U. S. Fish. Comm., Washington*, 1885 (87), t. XIII, p. 511-516, Pl. 5-6, fig. 22-27).

S

- SAUNDERS (J.-T.), 1914. — A note on the food of freshwater fish (*Proc. Cambridge philos. Soc., Cambridge*, 1914, t. XVII, p. 236).
- SAUVAGE (H.-E.), 1874. — Révision des espèces du groupe des Épinoches (*Nouvelles Archives du Muséum, Paris*, 1874, t. X, p. 5-38).
- SCHLEGEL (H.), 1869. — Natuurlijke Historie van Nederland. De Visschen (*Amsterdam*, 1869, p. 51-55, Pl. IV, fig. 3-5).
- SCHMIDT (J.), 1914-1916. — First and second reports on Eel investigations (*Conseil permanent intern. pour exploration de la mer. Rapports et procès-verbaux, Copenhague*, 1914, t. XVIII et 1916, t. XXIII).
- SCHMIDT (J.), 1917-a. — I. *Zoarces viviparus* L. and local races of the same (*C. R. des Travaux du Lab. de Carlsberg, Copenhague*, 1917, t. XIII, n° 3, p. 279-397).
- SCHMIDT (J.), 1917-b. — II. Constancy investigations continued (*Idem*, 1917, t. XIV, n° 1, 18 p.).
- SCHMIDT (J.), 1920. — V. Experimental investigations with *Zoarces viviparus* L. (*Idem*, 1920, t. XIV, n° 9, 14 p.).
- SCHMIDT (J.), 1921-a. — VI. Statistical investigations on inheritance in *Zoarces viviparus* L. (*Idem*, 1921, t. XIV, n° 11, 60 p.).
- SCHMIDT (J.), 1921-b. — VII. Annual fluctuations of racial characters in *Zoarces viviparus* L. (*Idem*, 1921, t. XIV, n° 15, 24 p.).
- SCHONEVELDE (S.), 1624. — Ichthyologia et nomenclaturæ animalium marinarum, fluvatilium, lacustrium (*Hambourg*, 1624, p. 10-11, Tab. 4).
- SCOFIELD (N.-B.), 1899. — List of fishes obtained in the waters of Artic Alaska (*The Fur Seals and Fur Seals Islands of the north Pacific Ocean, Washington*, 1899, Part 3, p. 498).
- SEELEY (H.-G.), 1866. — The freshwater fishes of Europe (*Londres*, 1866, p. 73-81).
- SELYS-LONGCHAMPS (E. DE), 1842. — Faune belge. Vertébrés (*Liège*, 1842, p. 223-224).
- SHAW (G.), 1803. — General Zoology (*London*, 1803, t. IV, Part 2, p. 604-610).
- SIEBOLD (C.-T.-E.), 1863. — Die Süßwasserfische von Mittel Europa (*Leipzig*, 1863, p. 865-73).
- SIEDLECKI (M.), 1903-a. — Sur la résistance des Épinoches aux changements de la pression osmotique du milieu ambiant (*C. R. Acad. Sc., Paris*, 1903, t. CXXXVII, p. 469-471).
- SIEDLECKI (M.), 1903-b. — L'action des solutions des sels alcalins et alcalino-terreux sur les Épinoches (*C. R. Acad. Sc., Paris*, 1903, t. CXXXVII, p. 525-527).
- SIEMSEN (A.-C.), 1794. — Die Fische Meklenburgs (*Leipzig*, 1794, p. 37-40).
- SMITH (R.), 1883-a. — Note on the occurrence of *Gasterosteus williamsoni* at San Bernardino (California) (*Proc. U. S. nat. Museum, Washington*, 1883, t. VI, p. 217).
- SMITH (R.), 1883-b. — Notes on the fishes of Todos Santos bay, Lower California (*Proc. U. S. nat. Museum, Washington*, 1883, t. VI, p. 233-234).
- SMITT (F.-A.), 1895. — A history of Scandinavian fishes (*Paris et Stockholm*, 1895, t. II, p. 635-660; *Atlas*, Pl. 28, fig. 1-5).
- SOCIÉTÉ DE GÉOGRAPHIE DE FINLANDE, 1911. — Atlas de Finlande (*Helsingfors*, 1911).
- SOLAND (A. DE), 1869. — Étude sur les poissons de l'Anjou (*Ann. Soc. Linnéenne de Maine-et-Loire, Angers*, 1869, p. 216-220).
- SOLDATOV (V.-K.), 1923. — The materials to the fish-fauna of Kara and East Barents Sea, based on the collections of the F. M. Sc. Institut and on those of M. Streljnikov (*Berichte des Wissenschaftl. Meeresinstituts, Moscou*, 1923, Lief. 3, p. 71).

- STARKS (E.-C.), 1903. — The shoulder girdle and characteristic osteology of the Hemibranchiate fishes (*Proc. U. S. nat. Museum, Washington*, 1903, t. XXV, p. 619-634).
- STEARNS (W.-A.), 1883. — Notes on the natural history of Labrador (*Proc. U. S. nat. Museum, Washington*, 1883, t. VI, p. 123-124).
- STEINDACHNER (F.), 1865-a. — Catalogue préliminaire des poissons d'eau douce du Portugal (*suite*) (*Lisbonne*, 1865, p. 3).
- STEINDACHNER (F.), 1865-b. — 1866. — Ichthyologischer Bericht über eine nach Spanien und Portugal unternommene Reise (*Sitzb. Akad. wissenschaft., Vienne*, 1865, t. LII, p. 490 et 1866, t. LIV, p. 26 et 271).
- STEINDACHNER (F.), 1880. — Ichthyologische Beiträge (IX) (*Sitzb. Akad. wissenschaft., Vienne*, 1880, t. LXXXII, p. 264-265).
- STEINDACHNER (F.), 1899. — Über das Vorkommen von *Gasterosteus platygaster* im Stomgebiete der Donau (*Sitzb. Akad. wissenschaft., Vienne*, 1899, t. CVIII, p. 539-542).
- STEJNEGER (L.), 1883. — Contributions to the history of the Commander islands (*Proc. U. S. nat. Museum, Washington*, 1883, t. VI, p. 65.)
- STORER (D.-H.), 1836. — Description of a new species of *Hydrargyra*; with some additions to the Catalogue of Fishes of Massachusetts in Hitchcock's Report (*Boston Journal nat. hist.*, 1836, t. I, p. 418).
- STORER (D.-H.), 1837. — Description of a new species of the genus *Gasterosteus* (*Boston Journal nat. hist.*, 1837, t. I, p. 464-465).
- STORER (D.-H.), 1839. — A report on the fishes of Massachusetts (*Boston Journal nat. hist.*, 1839, t. II, p. 325-329).
- STORER (D.-H.), 1846. — A synopsis of the fishes of North America (*Mém. American Acad. Arts Sciences, Cambridge, Mass.*, 1846, nouv. sér., t. II, p. 314-317).
- STORER (D.-H.), 1857. — A history of the fishes of Massachusetts (*Mém. American Acad. Arts Sciences, Cambridge, Mass.*, 1857, nouv. sér., t. V, p. 88-92, Pl. VIII, fig. 2-5).
- SUDRY, 1910. — L'étang de Thau (*Ann. Inst. océanogr., Paris*, 1910, t. I, fasc. 10).
- SWAINSON (W.), 1839. — The natural History and Classification of fishes, amphibians and reptiles (*London*, 1839, t. II, p. 175-242).
- SWINNERTON (H.-H.), 1902. — A contribution to the morphology of the Teleostean Head Skeleton, based upon a study of the developing skull of the 3-spined Stickleback (*G. aculeatus*) (*Quarterly Journal of Microscopical Science, London*, 1902, t. XLV, p. 503-593).
- SWINNERTON (H.-H.), 1905. — The changes and variations in position of pectoral fin during development (*Ann. Mag. Nat. Hist., London*, 1905, 7^e sér., t. XV, p. 319-321).
- SWINNERTON (H.-H.), 1906. — A contribution to the morphology and development of the Pectoral Skeleton of Teleosteans (*Quarterly Journal of Microscopical Science, London*, 1906, t. XLIX, p. 363-382, Pl. 23).

T

- TARLETON (H.-B.), 1883. — Notes on a collection of fishes made in Alaska and British Columbia (*Proc. U. S. Nat. Museum, Washington*, 1883, t. VI, p. 353).
- TEMPLETON (R.), 1837. — Irish Vertebrate animals (*Magazine of Natural History, London*, 1837, nouv. sér. t. I, p. 409).
- THOMPSON (W.), 1834. — Observations on some species of native Mammalia, Birds and Fishes including additions to the British fauna. (*Philosophical Magazine, London*, 1834, t. V, p. 299).
- THOMPSON (W.), 1841. — On the species of Stickle back (*Gasterosteus L.*) found in Ireland. (*Ann. Mag. Nat. Hist., London*, 1841, sér. 1, t. VII, p. 95-104).
- TILESUS, 1811. — Piscium Camtschaticorum (*Mém. Acad. Sc., St. Pétersbourg*, 1811, t. III, p. 225-237, Tab. 8, fig. 1).

V

- VALLOT (J.-N.), 1837. — Ichthyologie française ou Histoire naturelle des poissons d'eau douce de France (*Dijon*, 1837, p. 83-88).
- VENABLES (E.), 1861. — A guide to the isle of Wight (*Zoologist, London*, 1861, t. XIX, p. 7303).

W

- WAGNER (G.), 1910. — On the Sticklebacks of Lake Superior (*The Science, New-York*, 1910, t. XXXII, p. 28-30).
- WARINGTON (R.), 1852. — Observations on the natural history of the watersnail and fish kept in a confined and limited portion of water (*Ann. Mag. Nat. Hist., London*, 1852, 2^e sér., t. X, p. 276-280).
- WARINGTON (R.), 1855. — Observations on the habits of the Stickleback (*Ann. Mag. Nat. Hist., London*, 1855, 2^e sér., t. XVI, p. 330-332).
- WARPACHOWSKI (N.), 1887. — Notizen über die Fishfauna des Amur-Beckens und der angrenzenden Gebiete (en collaboration avec S. HERZENSTEIN) (*Trudni St-Petersbourg Nat.*, 1887, t. XVIII).
- WOODWARD (A. S.), 1901. — Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (*London*, 1901).

Y

- YARREL (W.), 1830. — Additions to the British fauna. Fishes (*Ann Mag. Nat Hist. London*, 1830, t. III, p. 521-523, fig. 127).
- YARREL (W.), 1859. — A history of British fishes (*London*, 1859, éd. 2 par RICHARDSON, t. II, p. 75-96).

ERRATA

- Page 2, figure 1. — Lire PLAQUES au lieu de PAQUES.
- » 3, 12^e ligne. — Lire INSERTION au lieu de INSECTION.
- » 9, 2^e ligne. — Lire **Gasterosteinae** au lieu de **Gasterosteidae**.
- » 12, 15^e ligne à partir du bas. — Lire ADMETTRE au lieu de ADMETTRE.
- » 12, 13^e ligne. — Lire COMPLEXE au lieu de CONPIEXE.
- » 12, 5^e ligne. — Lire PHYSOCLYSTES au lieu de PHYSOCYSTES.
- » 15 figure 14. — Lire SCLEROBLASTES au lieu de SCEROBLASTES.
- » 15, 2^e ligne à partir du bas. — Lire RELIÉES au lieu de REIÉES.
- » 18, Tableau Norvège. — Lire KRISTIANIA au lieu de KRISTIANA.
- » 33, 10^e ligne à partir du bas. — Lire aculeatus au lieu de acul atus.
- » 42, 21^e ligne. — Lire FATIO (1882) au lieu de FATIO (1883).
- » 62, 15^e et 16^e lignes à partir du bas. — Lire JORDAN et SNYDER (1901), JORDAN et STARKS (1903) au lieu de JORDAN et STARKS (1901), JORDAN et SNYDER (1903).
- » 66, 5^e ligne. — Lire eurythermes au lieu de eurythe mes.
- » 82, 9^e ligne à partir du bas. — Lire $\sigma = \pm 1.21$ au lieu de $\sigma = + 1.21$.
- » 83, 13^e ligne à partir du bas. — Lire + 5.51 au lieu de + 7.551.
- » 83, dernière ligne. — Lire $m \pm Fl$ au lieu de $m + Fl$.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION

Description et synopsis des cinq genres de la famille des Gastérostéidés.....	1
Place des Gastérostéidés dans la classification ichthyologique.....	10
But et plan de mon travail.....	15
Présentation du matériel étudié. Liste des Stations.....	16

PREMIÈRE PARTIE

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE ET BIONOMIE

CHAPITRE I

Distribution géographique du genre *Gasterosteus*

§ 1. — Distribution géographique en France.....	23
§ 2. — Distribution géographique en Europe.....	26
§ 3. — Épinoches insulaires.....	30
§ 4. — Distribution géographique en Afrique.....	31
§ 5. — Distribution géographique en Asie.....	32
§ 6. — Distribution géographique en Amérique du Nord.....	32
§ 7. — Considérations générales sur l'habitat du genre <i>Gasterosteus</i>	34

CHAPITRE II

Bionomie du genre *Gasterosteus*

§ 1. — Préliminaires.....	35
§ 2. — Euryhalinité des Épinoches.....	35
§ 3. — Eurythermie et Rhéotropisme négatif des Épinoches.....	40
§ 4. — Nourriture des Épinoches.....	41
§ 5. — Époque de la reproduction.....	42
§ 6. — Nidification des Épinoches.....	43
§ 7. — Proportion des sexes dans les diverses populations d'Épinoches.....	44
§ 8. — Nombre et grosseur des œufs dans le genre <i>Gasterosteus</i>	46
§ 9. — Durée de l'incubation et vitesse de croissance.....	47
§ 10. — Inégalité de taille entre les sexes.....	48
§ 11. — Durée de la vie des Épinoches. Esquisse de leur cycle vital.....	49

CHAPITRE III

Distribution géographique et Bionomie des genres *Pygosteus*, *Eucalia*, *Spinachia*, *Apeltes*

§ 1. — Distribution du genre <i>Pygosteus</i> en France.....	58
§ 2. — Coexistence des Épinoches et des Épinochettes.....	61
§ 3. — Distribution du genre <i>Pygosteus</i> en Europe.....	61
§ 4. — Distribution du genre <i>Pygosteus</i> en Asie.....	62
§ 5. — Distribution du genre <i>Pygosteus</i> en Amérique du Nord.....	63
§ 6. — Euryhalinité, eurythermie, rhéotropisme négatif des Épinochettes.....	64

§ 7. — Phénomènes de la reproduction dans le genre <i>Pygosteus</i>	66
§ 8. — Distribution géographique et Bionomie du genre <i>Eucalia</i>	67
§ 9. — Distribution géographique du genre <i>Spinachia</i>	68
§ 10. — Phénomènes de la reproduction dans le genre <i>Spinachia</i>	71
§ 11. — Cycle vital des Épinoches de mer.....	71
§ 12. — Distribution géographique et Bionomie du genre <i>Apeltes</i>	72
§ 13. — Considérations générales sur la distribution géographique et la Bionomie des Gastérostéidés..	73

DEUXIÈME PARTIE

RECHERCHES BIOMÉTRIQUES

CHAPITRE IV

Variabilité des Épinoches. Exposé sommaire de la méthode biométrique

§ 1. — Énumération des caractères employés pour la distinction des espèces.....	74
§ 2. — Valeur des caractères spécifiques.....	74
§ 3. — Fluctuations et calcul des probabilités.....	75
§ 4. — Valeurs. Fréquences. Valeur moyenne. Mode.....	76
§ 5. — Écarts à partir de la valeur moyenne et du mode.....	77
§ 6. — Représentation graphique. Polygone de variation.....	78
§ 7. — Écart moyen. Indice de variabilité (σ).....	79
§ 8. — Introduction en biométrie de la notion de probabilité.....	81
§ 9. — Courbe de fréquence théorique correspondant à un polygone de variation donné.....	82
§ 10. — Fluctuation probable de la moyenne (Fl.).....	83
§ 11. — Polygones de variation à plusieurs sommets.....	84
§ 12. — Corrélation des caractères. Coefficient de corrélation (r).....	86

CHAPITRE V

Étude de la variabilité des caractères numériques

§ 1. — Degré de variabilité des différents caractères numériques.....	88
§ 2. — Technique pour la détermination du sexe des Épinoches.....	90
§ 3. — Technique pour le dénombrement des plaques latérales et des rayons.....	91
§ 4. — Technique pour le dénombrement des vertèbres.....	91

I. — PLAQUES LATÉRALES OSSEUSES DANS LE GENRE GASTEROSTEUS

§ 5. — Historique des idées et des travaux relatifs aux plaques latérales.....	92
§ 6. — Définition précise de quatre formes d'Épinoches.....	95
§ 7. — Dissymétrie des plaques sur les deux flancs.....	96
§ 8. — Variations du nombre des plaques au cours de l'ontogénèse.....	97
§ 9. — Variations du nombre des plaques en fonction du sexe.....	102
§ 10. — Variations du nombre des plaques en fonction de l'habitat.....	104
A. Variation du nombre des plaques en fonction de la latitude et de la température.....	105
B. Variations du nombre des plaques en fonction de la salinité.....	111
§ 11. — Conclusions relatives aux plaques latérales dans le genre <i>Gasterosteus</i>	116

II. — PLAQUES LATÉRALES OSSEUSES DANS LE GENRE PYGOSTEUS

§ 12. — Historique.....	120
§ 13. — Définition précise de quatre formes d'Épinochettes.....	121

III. — ÉPINES DORSALES DANS LES GENRES *GASTEROSTEUS*, *PYGOSTEUS* ET *SPINACHIA*

§ 14. — Historique des idées relatives aux épines dorsales.....	122
§ 15. — Épinoches à 4 épines. Analyse d'un mémoire de Heincke (1889).....	123
§ 16. — Épinoches à 2 épines.....	124
§ 17. — Conclusions relatives aux épines dorsales dans le genre <i>Gasterosteus</i>	125
§ 18. — Épines dorsales dans les genres <i>Pygosteus</i> et <i>Spinachia</i>	125

IV. — RAYONS DES NAGEOIRES DORSALE ET ANALE DANS LES GENRES *GASTEROSTEUS*, *PYGOSTEUS* ET *SPINACHIA*

§ 19. — Fluctuations du nombre des rayons dans le genre <i>Gasterosteus</i>	126
§ 20. — Corrélation entre les nageoires dorsale et anale dans le genre <i>Gasterosteus</i>	127
§ 21. — Corrélation entre le nombre des épines et le nombre des rayons dorsaux dans les genres <i>Pygosteus</i> et <i>Spinachia</i>	127

V. — VERTÈBRES DANS LE GENRE *GASTEROSTEUS*

§ 22. — Historique sommaire des travaux relatifs aux fluctuations de la colonne vertébrale chez les Téléostéens.....	129
§ 23. — Fluctuations du nombre des vertèbres dans le genre <i>Gasterosteus</i> . Influence de l'âge et du sexe.....	132
§ 24. — Variations du nombre des vertèbres en fonction de la température et de la salinité.....	133
§ 25. — Absence de corrélation entre le nombre des vertèbres et celui des plaques latérales.....	134

CHAPITRE VI

Étude de la variabilité des caractères métriques, morphologiques et chromatiques

§ 1. — Préliminaires.....	134
§ 2. — Influence du sexe sur les proportions des diverses parties du corps.....	135
§ 3. — Influence de l'âge sur les proportions des diverses parties du corps. Variations ontogéniques.....	137
§ 4. — Définition, dans le genre <i>Pygosteus</i> , d'une forme <i>brevis</i> et d'une forme <i>gracilis</i>	139
§ 5. — Longueur des épines et de la pointe du bassin.....	140
§ 6. — Dentelures des épines.....	142
§ 7. — Coloration des Épinoches.....	144
§ 8. — Dimorphisme sexuel dans le genre <i>Gasterosteus</i>	146
§ 9. — Comparaison entre les cinq genres de la famille des Gastérostéidés. Hypothèses sur leur descendance.....	148
§ 10. — Conception nouvelle des formes d'Épinoches. Préliminaire à la Systématique.....	152

TROISIÈME PARTIE

SYSTÉMATIQUE

CHAPITRE VII

Systématique du genre *Gasterosteus*

I. Épinoches européennes et de l'Afrique du Nord.....	153
II. Épinoches du versant atlantique de l'Amérique du Nord.....	155
III. Épinoches du littoral de l'océan Pacifique.....	157

CHAPITRE VIII

Systématique du genre *Pygosteus*

I. Épinochettes européennes.....	161
II. Épinochettes américaines.....	162
III. Épinochettes asiatiques.....	163

CHAPITRE IX

Systématique des genres Eucalia, Apeltes et Spinachia

§ 1. — Systématique du genre Eucalia.....	165
§ 2. — Systématique du genre Apeltes	166
§ 3. — Systématique du genre Spinachia.....	166
§ 4. — Résumé de la systématique des Gastérostéidés.....	167
 Résumés des Chapitres. Conclusions générales.....	 168
 Données numériques (Tableaux I à XVI).....	 175
 Index bibliographique.....	 189
 Table des matières.....	 200

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

1° Les Acanthoptérygiens des terrains secondaires et tertiaires

2° Sexualité des Phéophycées

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 24 janvier 1925,

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

M. MOLLIARD.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER

Le Recteur de l'Académie de Paris,

P. APPELL.

